

SÉRIE A N° 339

N° D'ORDRE

1002

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. G. FRON

RÉPÉTITEUR A L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LA RACINE ET LA TIGE DES
CHÉNOPODIACÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **22** Juin 1899, devant la Commission d'examen.

MM. BONNIER..... *Président.*

VÉLAIN.....

CHATIN..... } *Examineurs.*

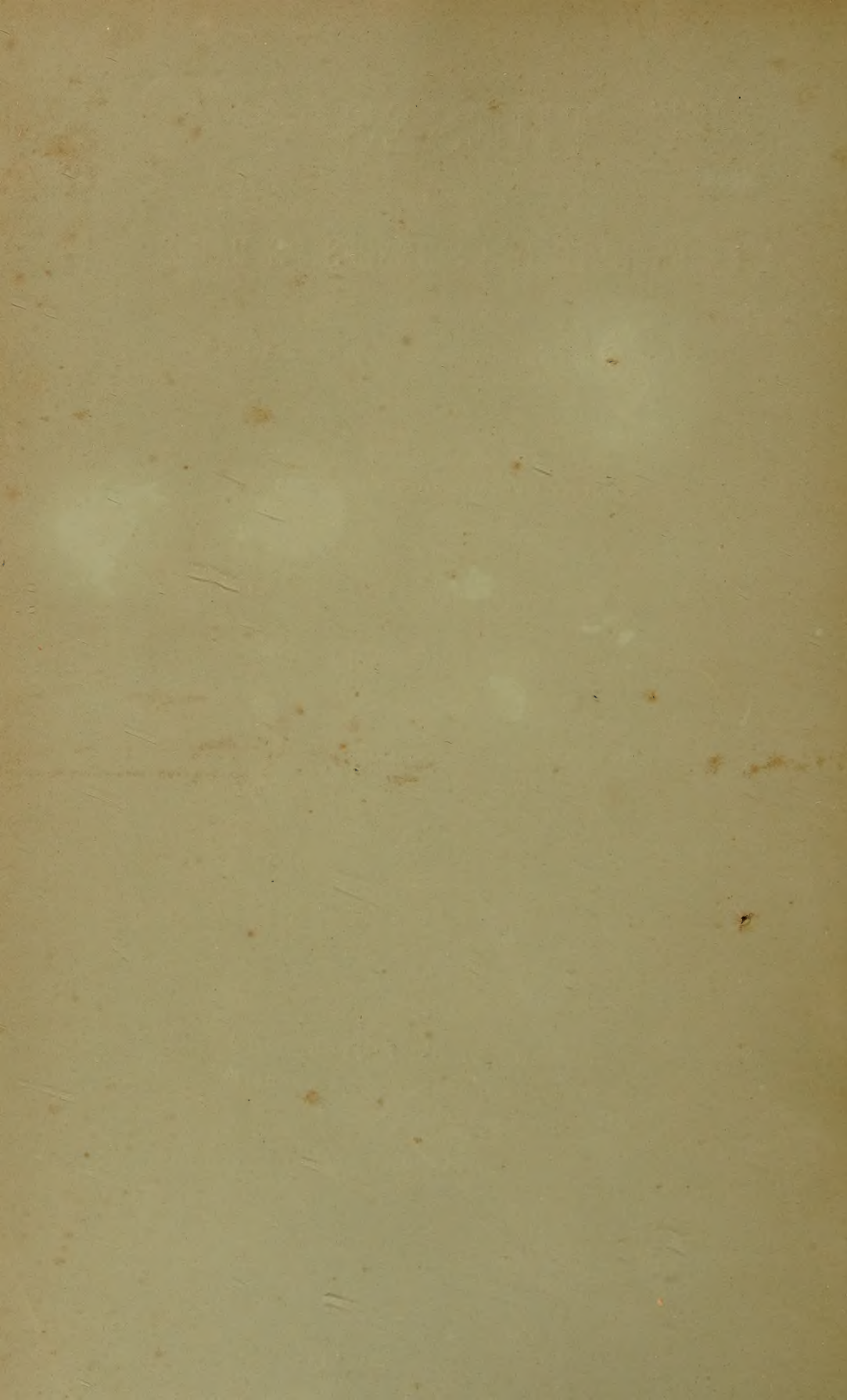
PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1899



SÉRIE A N° 339

N° D'ORDRE

1002

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. G. FRON

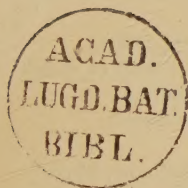
RÉPÉTITEUR A L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LA RACINE ET LA TIGE DES
CHÉNOPODIACÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **22** Juin 1899, devant la Commission d'examen.

MM. BONNIER.....	<i>Président.</i>
VÉLAIN.....	} <i>Examineurs.</i>
CHATIN.....	



PARIS

MASSON ET G^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen G. DARBOUX, Professeur. Géométrie supérieure.
 Professeur honoraire.... Ch. HERMITE.

	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST Chimie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX Chimie biologique.
	BOUSSINESQ Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ..... Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
Professeurs	Y. DELAGE Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Zoologie. Évolution des êtres organisés.
	WOLF Astronomie physique
	KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN..... Géographie physique.
	GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul des probabilités.
	N..... Chimie organique.
	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs adjoints...	PELLAT..... Physique.
	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

A MON PÈRE

A MON MAITRE

M. GASTON BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR A LA SORBONNE.

*Hommage respectueux
et témoignage de vive reconnaissance.*

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LA RACINE ET LA TIGE DES CHÉNOPODIACÉES

Par M. G. FRON.

INTRODUCTION

Dans un travail déjà ancien, datant de l'année 1860, Regnault disait que l'anatomie des Chénopodiacees était à peu près connue (1). Malgré cela, le nombre des travaux, publiés depuis cette époque, sur les anomalies de structure que présentent les racines et les tiges de ces plantes est considérable, et beaucoup de points sont encore incomplètement éclaircis.

On est frappé, en effet, des différences qui s'observent dans ce groupe, quand on compare deux organes analogues dans des espèces voisines, ou simplement, dans une même espèce, les formations successives qui s'établissent dans la racine, par exemple, à celles qui se forment dans la tige.

Bien des différences, à ce point de vue, n'ont pas été complètement mises en évidence.

Je me suis proposé d'étudier principalement la racine et la tige chez les Chénopodiacees, en les comparant l'une à

(1) Regnault, *Recherches sur l'anatomie de la tige des Cyclospermées* (Ann. Sc. nat., 1860).

l'autre, et de montrer quels sont les changements de structure qui se font dans l'axe hypocotylé.

Pour mener à bien un travail de ce genre, il me fallait avoir à ma disposition un grand nombre d'échantillons à des états différents de leur développement. Je me suis attaché de préférence à l'étude des espèces de la flore européenne, pouvant de la sorte me procurer des graines et suivre le développement dès la germination. Néanmoins je n'ai pas cru devoir me fixer sur des caractères anatomiques tirés de plantes ayant végété en dehors de leur station naturelle, et j'ai toujours vérifié mes résultats sur des échantillons récoltés dans l'habitat normal du végétal. Les conditions biologiques jouent en effet un grand rôle dans la structure de ces plantes, qui sont pour la plupart adaptées à des régions sèches ou à des terrains salants.

Le D^r Paul Chéron, dans le but d'entreprendre un travail sur la famille des Chénopodiacées, avait réuni un certain nombre de matériaux d'études dont il avait commencé l'examen. Une mort prématurée l'a empêché d'utiliser ces documents. M^{me} Chéron a bien voulu les mettre à ma disposition ; je suis heureux de lui adresser ici mes plus vifs remerciements.

Après avoir fait un historique rapide des travaux relatifs à l'anatomie des Chénopodiacées, je diviserai ce travail en trois parties :

Première partie. — Étude de la racine.

Deuxième partie. — Étude de la tige.

Troisième partie. — Étude du passage de la racine à la tige.

HISTORIQUE

Dès l'année 1840, Unger (1) a été frappé de la structure particulière de la tige des plantes appartenant au genre *Chenopodium*. Il a cherché, par des sections transversales

(1) Unger, *Ueber den Bau und das Wachsthum des Dikotyledonenstammes* (St-Petersbourg, Acad. des Sc., 1840).

faites à diverses hauteurs dans la tige du *C. viride*, à déterminer la course longitudinale des faisceaux, et il a montré que, dans une tige âgée, des faisceaux libres se divisent et se multiplient au centre de la tige, alors qu'ils sont entourés postérieurement par une zone ligneuse uniforme.

Plus tard, Gernet (1) a étudié la structure de la tige et de la racine chez plusieurs espèces, et a signalé en particulier une apparence spiralée que prennent les formations vasculaires dans le *Salsola Kali*. Les recherches de Regnault (2) sur la tige des Cyclopermées commencent à en préciser la structure. Étudiant en particulier l'*Ambrina ambrosioides*, cet auteur a constaté que « en dedans du bois, existent tout autour de la moelle, et plongés dans son intérieur, 18 à 20 faisceaux fibro-vasculaires isolés de toute connexion directe avec le bois et offrant identiquement la même structure que les faisceaux intra-médullaires de l'*Amarantus* ». Nous verrons plus tard quels sont ces faisceaux et quelle est leur course longitudinale.

A partir de ce moment, l'anatomie végétale commence à être appliquée dans les recherches de classification, et, avec les travaux de Sanio (3), de Nægeli et de Leitgeb (4) sur la structure de la racine, je citerai le travail de Duval-Jouve (5), consacré à l'étude du genre *Salicornia*, dont il cherche à classer les espèces d'après les caractères anatomiques.

C'est à M. Van Tieghem (6) qu'il appartenait de préciser les caractères propres à chacune des parties de l'appareil végétatif. Dans son mémoire classique sur la *Symétrie de struc-*

(1) Gernet, *Notizen ueber den Bau des Holzkorpers einiger Chenopodiaceen* (Bull. Soc. Imp. des Sc. de Moscou, t. XXXII, 1859).

(2) Regnault, *Recherches sur l'anatomie de la tige des Cyclopermées* (Ann. Sc. nat., 1860).

(3) Sanio (Bot. Zeitung, 1863, p. 410).

(4) Nægeli et Leitgeb, *Entstehung und Wachsthum der Wurzeln* (Beit. z. Wissensch. Bot., 1868).

(5) Duval-Jouve, *Des Salicornia de l'Hérault* (Bull. de la Soc. de Bot., 1868).

(6) Van Tieghem, *Sym. de struct. des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat. Bot., 1870).

ture des végétaux, ce savant, tout en montrant l'importance anatomique de la région péricyclique, décrit la structure de la racine de *Betterave*, ainsi que celle de l'axe hypocotylé. Nous reviendrons longuement sur ce travail quand nous étudierons cette question.

Peu de temps après, M. Prillieux (1) définit exactement la zone appelée collet, en suivant, dans la *Betterave*, l'allongement des différentes parties de l'axe hypocotylé. Vers la même époque, de Bary (2) résume dans son *Traité d'anatomie* les connaissances acquises sur les *Chénopodiacées* et sur les familles voisines. Il insiste en particulier sur le remarquable travail de Finger (3) qui avait étudié antérieurement le développement du *Mirabilis Jalapa*.

Je passerai rapidement sur les travaux qui se succèdent alors de Bunge (4), Haberlandt (5), Solereder (6), Weiss (7), pour arriver aux deux mémoires, que nous aurons à citer fréquemment, de M. Morot (8) sur le péricycle, et de M. Hérail (9) sur la structure de la tige des *Dicotylédones*. Je ne puis être tout à fait de l'avis de M. Morot quand il réunit dans un même groupe, au point de vue de la structure de la racine, le *Chenopodium murale*, l'*Atriplex nitens* et le *Salsola Kali*. Nous verrons plus tard les différences qui existent entre chacune de ces plantes. En étudiant l'anatomie de la tige, je retrouve les divers cas que M. Hérail constate dans le mode d'établissement des assises génératrices successives d'origine péricyclique. Parfois elles se forment indépendamment de

(1) Prillieux, *Anatomie du collet de la Betterave* (Bull. de la Soc. de Bot., 1877).

(2) De Bary, *Vergleichende Anatomie* (Leipzig, 1877).

(3) Finger, *Anatomie et développement du Mirabilis Jalapa* (Bonn, 1873).

(4) Bunge, *Répartition géographique des Chénopodiacées* (Acad. des Sc. de St-Petersbourg, 1880).

(5) Haberlandt, *Pflanzenanatomie* (Leipzig, 1884).

(6) Solereder, *Ueber den systematik Wert. des Holzstructur* (München, 1885).

(7) Weiss, *Das Markständige Bündelsystem einiger Dicotylen in seiner Beziehung zu den Blattspuren* (Bot. Centralbl., XV, 1883).

(8) Morot, *Recherches sur le péricycle* (Ann. Sc. nat. Bot., 1883).

(9) Hérail, *Étude de la tige des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 1885).

l'assise génératrice libéro-ligneuse normale; souvent elles se relient directement à elle. Après avoir étudié la course longitudinale des faisceaux primaires, j'aurai à insister sur ces diverses dispositions.

Le premier travail anatomique d'ensemble sur la famille des Chénopodiacées a été fait par M. Gheorghieff (1) en 1887. Beaucoup d'espèces y sont étudiées avec détail, mais surtout au point de vue de leurs caractères histologiques. Ces recherches ont presque exclusivement porté sur la tige et très peu sur la racine.

L'étude qui a été faite par M. Volkens (2), quelques années après, présente un intérêt tout à fait spécial. Cet auteur résume très complètement les travaux antérieurs et y ajoute beaucoup d'observations nouvelles, tant au point de vue biologique qu'au point de vue anatomique. M. Volkens rectifie en outre l'erreur commise par Regnault et répétée jusqu'alors au sujet de la structure de la tige du *Cumphorosma monspeliacum*, qui présente comme les autres Chénopodiacées des formations libéro-ligneuses d'origine péricyclique.

Depuis ce travail, de nombreuses notes ou mémoires ont été publiés, tels que ceux de MM. Van den Berghe (3), van Tieghem (4), Schenck (5), sur lesquels j'aurai à revenir dans les différentes parties de cette étude.

Je ne veux pas terminer cet historique sans citer les recherches de Potebnia (6), de Vilbouchevitch (7), de Warming (8), etc., bien qu'elles soient dirigées vers un point de vue différent de celui auquel j'ai dû me limiter dans ce mémoire. Les

(1) Gheorghieff, *Beiträge z. vergl. Anatomie der Chenopodiaceen* (Bot. Centralbl., 1887).

(2) Volkens, in *Pflanzenfamilien* de Engler et Prantl (III, 1a, p. 36, 1893).

(3) Van den Berghe, *Constitution des graines et germination du Salicornia* (Bot. Centralbl., 1894).

(4) Van Tieghem, *Recherches sur les Thyméléacées* (Ann. des Sc. nat. Bot., t. XVII, 1893).

(5) Schenck, *Biologie und Anatomie der Lianen* (Iena, 1893).

(6) Potebnia, *Études sur les Halophytes de la Crimée* (1894).

(7) Vilbouchevitch, *Plantes des terrains salants* (Rev. Sc. nat. appliquées, 1893).

(8) Warming, *Halofyt Stud.*, in *K. Danske Vid. Selsk. Skr.* (1897).

travaux en question présentent un grand intérêt pour la connaissance de la biologie générale des Chénopodiacées. Ces différents auteurs, en effet, ont étudié les plantes des terrains salants ; et, M. Warming en particulier, ils ont fait connaître d'intéressants détails de structure dans les organes végétatifs, surtout chez les *Salsola*, *Suaeda*, *Obione*, organisés en vue d'un mode de vie tout spécial.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RACINE

L'accroissement en épaisseur de la racine des Chénopodiacées se produit par l'établissement plus ou moins précoce de formations libéro-ligneuses qui succèdent aux formations secondaires normales.

Et, comme ces formations affectent plusieurs dispositions différentes, j'ai été amené à diviser, à ce point de vue, les Chénopodiacées en deux grands groupes :

Dans le premier se trouvent les espèces où la *structure de la racine est symétrique* : les deux îlots libériens primaires alternent régulièrement avec les deux faisceaux ligneux. Les formations postérieures prennent une importance égale de chaque côté de la lame vasculaire.

Dans le second, la *structure de la racine est asymétrique* : les deux îlots libériens primaires, situés de chaque côté de la lame vasculaire formée par les deux faisceaux ligneux, ne sont pas rigoureusement égaux, surtout au point de vue du nombre des tubes criblés. Les formations postérieures s'établissent inégalement, plus développées sur un côté de la lame vasculaire que sur l'autre.

Un premier chapitre sera consacré à l'étude des différents cas qui se présentent dans chacun de ces deux groupes; un second montrera que la structure de la racine, symétrique ou asymétrique, est en relation étroite avec la constitution de la graine.

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE ANATOMIQUE DE LA RACINE

I. — La structure de la racine est symétrique.

A. — *L'accroissement de la racine se produit par des arcs générateurs libéro-ligneux peu étendus.* — J'ai rencontré cette disposition particulièrement dans les genres *Salicornia* et *Obione*.

SALICORNIA MACROSTACHYA Moric. — Une coupe transversale dans une région très jeune de racine de *Salicornia* présente au dessous de l'assise pilifère un parenchyme cortical constitué extérieurement par une ou deux assises de cellules légèrement comprimées, et plus intérieurement quatre à cinq assises de cellules disposées radialement, chaque série radiale étant séparée de ses voisines par de larges lacunes et aboutissant vers l'intérieur à une cellule endodermique (Pl. VI, fig. 3). Le péricycle dont les éléments alternent régulièrement avec ceux de l'endoderme est formé de cellules allongées radialement, surtout vers les deux pointes du bois primaire. Il est simple au début, mais se cloisonne tangentiellement dès que les deux faisceaux vasculaires primaires sont constitués.

Le péricycle forme ainsi deux séries de cellules : les externes qui, après s'être cloisonnées radialement pour suivre l'accroissement en diamètre, donneront l'assise subérophellodermique ; les internes qui se cloisonnent de suite tangentiellement et forment une assise génératrice complète dont nous allons suivre le fonctionnement.

A l'intérieur du péricycle se trouvent les deux faisceaux ligneux primaires réunis par leur centre, et, perpendiculairement à eux, les deux massifs libériens, séparés des premiers par quelques cellules seulement. Alors que le péricycle présente déjà de nombreux cloisonnements tangentiels, l'assise

génératrice libéro-ligneuse normale n'est pas encore formée (Pl. VI, fig. 3).

En outre, les cellules qui séparent le bois et le liber primaires, se comportent comme des cellules de métaxylème : les unes lignifient rapidement leurs parois, les autres se transforment en vaisseaux. L'assise génératrice normale ne peut donc pas fonctionner dans ce cas, et, dès lors, l'accroissement ultérieur de la racine est dû entièrement au fonctionnement de l'assise génératrice établie à la partie interne du péricycle.

Cette assise fournit un méristème bilatéral qui donne, vers l'intérieur du parenchyme ligneux, et, en certains points, des vaisseaux ; vers l'extérieur, des faisceaux libériens. Ces derniers correspondent en file radiale avec les vaisseaux formés à l'intérieur de l'assise génératrice, ou tout au moins sont situés sur une file radiale immédiatement voisine.

Sur les côtés des massifs libériens ainsi constitués, l'assise génératrice ne produit pas de parenchyme. En effet, considérons les figures 3 et 4 (Pl. V), qui représentent une portion de l'assise génératrice sur une racine âgée de *S. macrostachya* et d'*Obione portulacoides* ; nous voyons que, en dehors des points où se trouvent les cellules libériennes, les cloisonnements de l'assise génératrice (*ag*) sont directement en contact avec les cellules de phelloderme (*ph*). Cette assise n'a donc rien produit en ces points vers l'extérieur.

Dès qu'un faisceau libérien est formé, les cellules de l'assise génératrice qui lui ont donné naissance, cessent de fonctionner, tant par leur bord interne que par leur bord externe. Les cellules voisines, au contraire, continuent à se cloisonner, et arrivent à dépasser progressivement l'îlot libérien. D'autre part, l'assise externe du péricycle donne de très bonne heure des cellules phellodermiques. Celles qui sont au dos de l'îlot libérien se cloisonnent, et ces cloisonnements se disposent en continuité avec ceux de l'assise génératrice libéro-ligneuse, constituant ainsi une assise génératrice complète, en partie normale, en partie péricyclique.

Le schéma ci-contre (fig. 1) montre la disposition d'une racine âgée de *Salicornia macrostachya* Moric. Vers l'extérieur se trouvent le liège et le phelloderme produits par le fonctionnement de l'assise péridermique. Vers l'intérieur on voit les formations libéro-ligneuses qui comprennent :

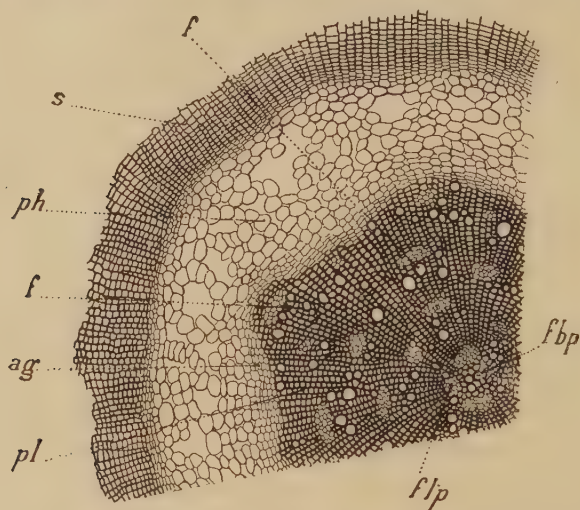


Fig. 1. — *Salicornia macrostachya* Moric. — Section transversale de la racine âgée. — *f/p*, faisceau libérien primaire; *f/bp*, faisceau ligneux primaire; *pl*, parenchyme ligneux; *f*, faisceau libéro-ligneux; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *ph*, phelloderme; *s*, liège. — Gr = 120 d.

1° les formations péricycliques constituées par des faisceaux libéro-ligneux disposés assez régulièrement les uns dans les intervalles des autres et plongés dans un parenchyme lignifié; 2° plus intérieurement, les formations normales primaires et secondaires.

J'ai trouvé une structure analogue chez plusieurs espèces du genre *Salicornia* (*S. radicans* Smith, *S. fruticosa* L., etc.). J'ai figuré (Pl. VI, fig. 3) la structure de la racine jeune chez le *S. herbacea* L., qui se comporte de même, mais qui présente, à un autre point de vue, des différences sur lesquelles nous reviendrons.

OBIONE PORTULACOIDES Moq. — Dans le genre *Obione* l'ac-

croissement de la racine se produit de la même manière que dans le *Salicornia*, avec cette différence néanmoins que l'assise génératrice libéro-ligneuse normale fonctionne pendant quelque temps dans l'intérieur des faisceaux normaux avant l'établissement des cloisonnements péricycliques.

Les formations secondaires normales et celles qui sont d'origine péricyclique ont la même structure histologique. L'ensemble de tous les tissus d'origine secondaire diffère seulement en ce que, dans les formations péricycliques, les cellules de parenchyme sont plus abondantes, les vaisseaux étant localisés au voisinage et à l'intérieur des massifs libériens (1).

B. — *L'accroissement de la racine se produit par des arcs générateurs très étendus.* — Étudions la structure de la racine chez l'*Atriplex crassifolia* et le *Chenopodium album*.

ATRIPLEX CRASSIFOLIA Moq. — Le cylindre central de la racine, lors de la structure primaire, offre comme dans les cas précédents deux faisceaux libériens et deux faisceaux ligneux. La différenciation des éléments libériens et ligneux se fait de très bonne heure et une coupe transversale vers le sommet de la racine présente la disposition suivante (Pl. V, fig. 1).

Au-dessous de deux ou trois assises de cellules petites et en voie d'exfoliation appartenant à la coiffe (c), se trouve l'assise pilifère, qui n'est d'ailleurs que l'assise la plus interne de la coiffe.

Le parenchyme cortical présente six assises de cellules déterminant sur tout le pourtour du cylindre central une épaisseur égale.

L'endoderme, formé de cellules plus petites et plus régulières que les autres cellules de l'écorce, offre, à c.

(1) Dans les genres *Salicornia* et *Obione*, j'ai eu fréquemment l'occasion d'observer, chez des radicules d'un ordre élevé, la présence de trois faisceaux ligneux primaires et de trois faisceaux libériens, au lieu de deux seulement, comme cela est la loi habituelle dans les racines des plantes de cette famille.

moment, un épaississement très marqué de ses membranes latérales et est riche en amidon.

Dans le cylindre central, au-dessous d'un péricycle simple, les faisceaux libériens et ligneux sont disposés symétriquement deux à deux. Entre les premiers tubes criblés qui se différencient dans l'assise sous-péricyclique et la lame vasculaire centrale se trouvent cinq à six assises de cellules. Parmi elles, les plus externes donneront naissance à l'assise génératrice libéro-ligneuse normale qui commence à fonctionner à la partie interne de chaque massif libérien primaire, les autres, plus près du centre, sont des cellules de métaxylème qui ne tardent pas à se lignifier en donnant quelques vaisseaux réticulés et des cellules de parenchyme ligneux (Pl. V, fig. 2). Puis l'assise génératrice normale se complète par des cloisonnements produits dans le péricycle au dos des faisceaux ligneux primaires.

L'activité de cette assise n'est pas égale en ses divers points, et cesse plus tôt à l'intérieur des îlots libériens qu'à l'extérieur des faisceaux ligneux. En effet, lorsque la racine est plus âgée, il n'y a, sur un rayon passant par l'îlot libérien, que sept à huit cellules entre l'assise génératrice et la lame vasculaire, alors que, au début, il y en avait déjà cinq à six, comme nous l'avons dit plus haut. Il y a donc, dans chaque file radiale, deux ou trois cellules seulement qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice en ce point.

Vers les deux pointes du bois primaire, il y a, au même moment, huit ou neuf cellules dans chaque file radiale, et toutes sont issues du fonctionnement de la même assise génératrice. Donc, en ces deux dernières régions, l'assise génératrice a fonctionné plus activement qu'à la partie interne des massifs libériens primaires.

Il en résulte un fractionnement de cette assise séparant les régions formées à l'intérieur des îlots libériens primaires de celles qui ont pris naissance vers les deux pointes vasculaires, les premières demeurant plus près du centre que les secondes.

En même temps, des arcs d'origine péricyclique se produisent, régulièrement opposés deux à deux et sur deux plans perpendiculaires entre eux. Les deux premiers arcs formés, extérieurs à chacun des îlots libériens primaires, se trouvent presque à la même distance du centre que les arcs normaux constitués vers les deux pointes vasculaires.

Désignons par N_1, N_2, N_3, N_4 , les quatre arcs de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale, les arcs N_1 et N_2 étant ceux qui se trouvent compris entre le bois et le liber primaires, les arcs N_3 et N_4 , ceux qui se trouvent vers les deux pointes du bois, et par A_1, A_2, A_3 , etc., les arcs générateurs péricycliques qui s'établissent successivement (fig. 2). Les

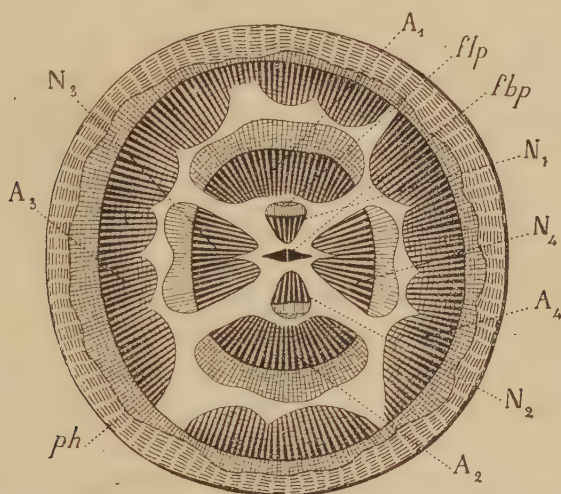


Fig. 2. — *Atriplex crassifolia* Moq. — Section transversale de la racine, montrant la disposition des arcs successifs libéro-ligneux. — *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau ligneux primaire; N_1, N_2, N_3, N_4 , formations libéro-ligneuses secondaires normales. A_1, A_2, A_3 , arcs générateurs successifs d'origine péricyclique; *ph*, phelloderme.

arcs N_1 et N_2 demeurent très réduits, tandis que N_3 et N_4 prennent un grand développement radial; parfois même, ils se divisent par un large rayon médullaire situé dans le prolongement du plan vasculaire primaire.

Les arcs A_1 et A_2 forment avec les arcs N_3 et N_4 un premier cercle libéro-ligneux.

D'autres arcs péricycliques s'établissent extérieurement aux précédents; en sorte que, plus tard, la racine présente, au centre, les deux faisceaux N_1 et N_2 rapprochés de la lame vasculaire primaire, et, extérieurement, des cercles successifs formés par des arcs générateurs de degrés différents.

L'assise subéro-phellogène fonctionne de bonne heure à la périphérie du péricycle; elle isole, vers l'extérieur, tout le parenchyme cortical en produisant très peu de cellules subéreuses, mais en donnant, vers l'intérieur, un phelloderme abondant (*ph*), dans lequel viennent bientôt se former les arcs générateurs libéro-ligneux.

CHENOPODIUM ALBUM L. — Les formations primaires de la racine offrent une disposition analogue à celle de l'*Atriplex crassifolia*; mais le diamètre du cylindre central est plus réduit; la lame vasculaire primaire n'est séparée de chaque îlot libérien que par deux assises de cellules. Lorsque l'assise génératrice normale cesse de fonctionner dans les arcs N_1 et N_2 (fig. 2), il n'y a, en ce point, que quatre assises de cellules, et par suite, trois seulement provenant du fonctionnement du bord interne de l'assise génératrice. Pendant ce temps, les arcs N_3 et N_4 , établis dans le péricycle, se sont développés bien davantage et ont produit, par leur région interne, des files radiales de quinze cellules environ. Il en résulte que, comme dans le cas précédent, les arcs générateurs N_1 et N_2 restent isolés vers le centre, tandis que les arcs N_3 , N_4 , A_1 et A_2 se relient en une assise presque continue, donnant un aspect analogue à celui de la figure 2.

RHAGODIA HASTATA R. Brown. — J'ai étudié dans le genre *Rhagodia* la structure de la racine chez le *R. hastata* et le *R. lanceolata*. Des échantillons m'ont été communiqués par M. Le Testu, et des graines m'ont été fournies par le Directeur du jardin botanique de Valence. La structure de la racine dans ces deux espèces est analogue à ce que nous venons de voir; néanmoins les arcs N_3 et N_4 , tout en s'isolant

de N_1 et de N_2 , ne viennent pas sur le cercle passant par A_1 et A_2 ; ils restent un peu intérieurs à ces derniers. Les arcs postérieurs s'établissent successivement dans le phelloderme produit par l'assise périodermique immédiatement à l'intérieur des fibres périodermiques, sans qu'il y ait lieu d'insister sur leur mode de formation.

C. — *L'accroissement de la racine se fait par des cercles générateurs successifs.* — Cette structure est commune à beaucoup d'espèces de la famille des Chénopodiacées. Néanmoins, elle ne nous retiendra pas longtemps, car elle est représentée d'une manière caractéristique par la racine de Betterave, dont l'anatomie est connue. M. van Tieghem, en effet, dans son travail sur la *Symétrie de structure des plantes vasculaires* (1), s'étend longuement sur la racine de Betterave. Il en décrit la structure de la manière suivante : « Une section à travers l'extrémité amincie du pivot de la Betterave, épaisse de deux à quatre millimètres, montre le premier état des formations secondaires. Au centre on voit la petite lame vasculaire unisériée. Vers la périphérie se trouve rejetée la membrane protectrice qui s'était élargie en divisant ses cellules par des cloisons non plissées. En dehors de cette membrane le parenchyme cortical primitif recouvre le pivot rouge d'une pellicule blanchâtre.

« Sur le diamètre perpendiculaire à la lame, l'arc générateur qui borde le groupe libérien primitif a produit de chaque côté un large faisceau secondaire double, dont la partie interne, ligneuse, se compose de larges vaisseaux rayés... et la partie externe, libérienne, d'éléments étroits... Entre le bord interne du faisceau secondaire et la lame primitive, on voit quelques cellules conjonctives qui se sont élargies horizontalement et divisées, de sorte que la lame est nettement isolée des deux faisceaux.

(1) Van Tieghem, *Symétrie de structure des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 1870, p. 237).

« Entre le bord externe du faisceau secondaire, occupé en son milieu par le groupe libérien primitif et la membrane protectrice, il y a maintenant une couche épaisse de cellules larges et courtes, à paroi mince, disposées sur les coupes longitudinales en séries horizontales, et sur les coupes transversales sans ordre appréciable, remplies d'un liquide rouge sucré, et se multipliant continuellement dans le sens de l'épaisseur par de nouvelles cloisons longitudinales. Cette couche de parenchyme secondaire est issue tout entière de la segmentation des cellules de la membrane rhizogène primitive.

« Cette membrane a donné naissance à une couche génératrice dont le jeu est double : sur sa face interne, et de dedans en dehors, elle produit le parenchyme cortical rouge ; sur sa face externe, et de dehors en dedans, elle forme une couche subéreuse dont les cellules tabulaires à paroi mince et douée de reflets irisés sont disposées à la fois en séries radiales et en cercles concentriques. Cette couche subéreuse occupe la périphérie de la racine après l'exfoliation du parenchyme primitif et de la membrane protectrice... Plus haut, ou plus tard, quand le pivot atteint 5 millimètres environ, on voit apparaître dans le parenchyme cortical secondaire des places arrondies où les cellules incolores sont beaucoup plus étroites et en voie de division ou de transformation. Il s'y développe bientôt des vaisseaux rayés au bord interne et des éléments libériens au bord externe, et l'on voit de nouveaux faisceaux libéro-ligneux en dehors des premiers faisceaux secondaires et des groupes libériens primitifs... Il se constitue bientôt un cercle de faisceaux nouveaux en dehors des deux faisceaux principaux...

« Plus haut encore, quand le diamètre du pivot arrive à dépasser 15 millimètres environ, on voit... un nouveau cercle de faisceaux libéro-vasculaires plus petits et plus nombreux apparaître en dehors du second...

« ... C'est ainsi qu'après une année de végétation, le

pivot de la Betterave se trouve avoir développé entre la lame vasculaire primordiale... et sa membrane protectrice primitive... six ou sept cercles de faisceaux surnuméraires séparés entre eux par le parenchyme où ils sont nés et qui provient tout entier de la partition interne et centrifuge des cellules de la membrane rhizogène. »

Cette description s'applique aux diverses espèces du genre *Beta*. Chez toutes, l'accroissement en diamètre se produit de la même manière : les seules différences portent sur la quantité de parenchyme produit par chaque cercle successif, et sur la proportion des réserves nutritives qui s'accumulent en cette région.

SPINACIA. — Dans le genre *Spinacia*, le nombre des assises de cellules qui se trouvent, durant la formation primaire, entre chacun des massifs libériens et la lame vasculaire, est beaucoup plus considérable que dans les cas précédents.

L'assise génératrice libéro-ligneuse normale s'établit dans la couche la plus externe, tandis que les cellules internes se transforment, les unes en vaisseaux, les autres en cellules de parenchyme ligneux ; de telle sorte que, plus tard, ces cellules de métaxylème se distinguent difficilement des formations secondaires. Quant au péricycle, d'abord simple, il se cloisonne tangentiellement sur tout son pourtour, en donnant, par sa partie interne un premier cercle générateur, et par sa partie externe l'assise subéro-phellodermique. Les cercles générateurs anormaux se succèdent de plus en plus extérieurement dans le phelloderme, de la même manière que dans la racine de Betterave.

Il en est de même dans les genres *Blitum* et *Roubieva*, ainsi que chez un certain nombre de *Chenopodium* (*C. Bonus-Henricus*, *C. ambrosioides*, *C. fætidum*, etc.).

Chez le *C. murale* et le *C. rubrum*, les premiers tubes criblés apparaissent alors que la racine ne possède que 250 à 300 μ de diamètre environ. D'autres ne tardent pas à

se former à gauche et à droite de ceux déjà établis, pendant que, sur le diamètre perpendiculaire à celui qui unit les deux premiers tubes criblés, apparaissent les premiers vaisseaux ligneux. Un peu plus tard, quand la lame vasculaire est constituée, il n'y a, entre cette dernière et chacun des îlots libériens primaires, que deux assises de cellules. La plus interne se lignifie, tandis que celle qui est appliquée contre le liber donne l'assise génératrice. Cette assise fonc-

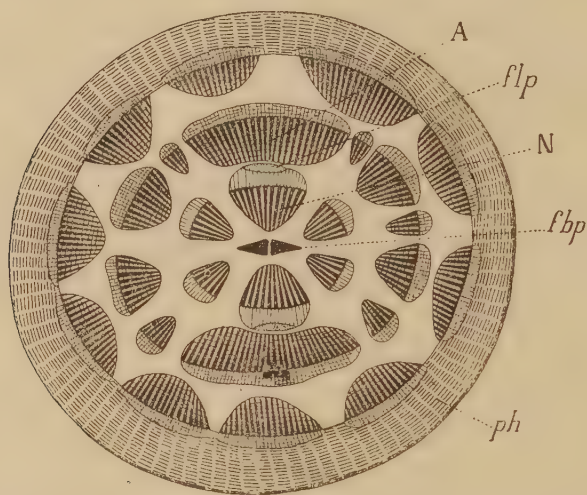


Fig. 3. — *Chenopodium murale* L. — Section transversale de la racine, montrant la disposition des cercles successifs libéro-ligneux. — Mêmes lettres que dans la figure précédente.

tionne de suite très activement, en passant dans le péricycle, à l'extérieur des deux pointes vasculaires. Les cercles générateurs d'origine péricyclique se produisent ensuite de la même manière que dans les cas précédents, en donnant des faisceaux libéro-ligneux et un parenchyme qui se lignifie davantage que dans les autres exemples étudiés.

J'ai représenté par un schéma (fig. 3) l'ensemble des formations libéro-ligneuses dans une racine de ce groupe. Au centre se trouvent les deux faisceaux ligneux primaires formant une lame vasculaire (*fbp*) entourée par les formations

secondaires libéro-ligneuses normales (N). Extérieurement à ces dernières se trouvent les cercles libéro-ligneux successifs, tels que A, limités au dehors par l'assise péridermique (*ph*).

Dans les *Corispermum*, les *Kochia* et les *Camphorosma*, les formations secondaires normales atteignent un grand développement avant l'établissement des formations péryccliques. M. Gheorghieff (1) a étudié cette disposition chez les *Kochia scoparia* Schrad. et *prostrata* Schrad. Chez le *Camphorosma monspeliacum* les formations normales constituent au centre une région ligneuse d'une grande résistance. Avant que l'assise génératrice ait cessé de fonctionner, apparaissent, extérieurement aux massifs libériens primaires, deux arcs d'origine pérycclique. Ces deux arcs fonctionnent isolément pendant quelque temps, et bientôt d'autres se constituent autour de ceux déjà formés, établissant extérieurement aux formations normales un cercle générateur complet d'origine pérycclique. Ce cercle ne produit pas un anneau libéro-ligneux continu, mais un grand nombre de faisceaux, séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires parenchymateux, tandis que les tissus normaux ont des rayons médullaires très réduits.

II. — La structure de la racine est asymétrique.

Cette structure est caractérisée par un développement inégal des formations libéro-ligneuses successives de chaque côté des deux faisceaux ligneux primaires. Ces faisceaux présentent déjà dans leur ensemble une légère dissymétrie; ils ne sont pas exactement sur le prolongement l'un de l'autre. Leur inégalité a pour effet de donner, en section transversale à l'ensemble des formations libéro-ligneuses, une apparence spiralée toute particulière.

(1) Gheorghieff, *loc. cit.*, p. 214.

Plusieurs auteurs ont déjà signalé cette disposition, en particulier de Bary (1) dans son *Traité d'anatomie*, mais il constate seulement le fait chez quelques espèces sans chercher à l'expliquer.

J'ai trouvé cette structure chez toutes les plantes que j'ai pu étudier dans le groupe des Spirolobées de Moquin-Tandon, ainsi que chez quelques Cyclolobées.

Dans chacun de ces groupes il existe des dispositions rappelant les deux premiers cas que nous avons distingués dans la structure symétrique de la racine.

Mais c'est lorsque les arcs générateurs successifs sont étendus que la structure spiralée est particulièrement nette et facile à expliquer. C'est donc ce cas que j'étudierai d'abord. Il ne peut être question naturellement dans ce chapitre de plantes chez lesquelles l'accroissement se produirait par des cercles générateurs concentriques, comme celles décrites dans le chapitre précédent, car la structure de la racine serait alors forcément symétrique.

A. — *Les arcs générateurs sont très étendus.*

GENRE SALSOLA. — Le genre *Salsola* appartient au groupe des Spirolobées de Moquin-Tandon. Je prends comme exemple la racine du *S. Kali* L., parce que j'ai pu aisément obtenir dans cette espèce des germinations à tous les stades du développement.

Une section transversale de la racine, à 2 millimètres environ du sommet, présente, comme nous l'avons vu dans l'*Atriplex crassifolia*, l'assise pilifère encore recouverte par deux ou trois assises de cellules appartenant à la coiffe et en voie d'exfoliation. A l'intérieur de l'assise pilifère se trouvent quatre à cinq assises de cellules du parenchyme cortical, la plus interne étant l'endoderme, riche en amidon (Pl. VII, fig. 1). Le cylindre central se reconnaît surtout à l'alternance assez

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 610 et suiv.

régulière des cellules péricycliques avec celles de l'endoderme.

Suivons la différenciation des deux premiers tubes criblés et des premiers vaisseaux ligneux. Au sommet de la racine, le cylindre central présente des cellules polygonales régulières. Mais bientôt, en deux points qui ne sont pas tout à fait diamétralement opposés, se différencient deux cellules qui donneront naissance aux deux premiers tubes criblés. Les cloisonnements qui déterminent ces derniers présentent beaucoup d'analogie avec ce que M. Chauveaud a établi récemment en étudiant le liber primaire des Monocotylédones (1).

Chaque tube criblé apparaît en effet de la manière suivante : une cellule sous-péricyclique se divise par une cloison radiale, et, tandis que l'une des cellules provenant de ce cloisonnement (Pl. VII, fig. 1, *a*) ne se modifie que légèrement, l'autre se divise tangentiellement en deux cellules, dont la plus externe, *t*, de forme pentagonale, donnera le premier tube criblé, et la seconde, *a'*, la cellule sœur.

Le plus souvent les choses ne restent pas à cet état : la cellule, *t*, isole par une cloison oblique une nouvelle cellule annexe *a''*, avant de produire elle-même le tube criblé *t*, (Pl. VII, fig. 2).

Ce mode de formation se rapproche beaucoup de celui que M. Chauveaud a indiqué pour le *Sparganium simplex* et le *Schœnus nigricans*. D'après nos observations, il semble être général dans la famille des Chénopodiacées. Je l'ai retrouvé dans les différents exemples que j'ai étudiés.

Tandis que ce premier tube criblé, *t*, se développe dans une cellule sous-péricyclique, un deuxième tube criblé, *t'*, prend naissance en un point presque diamétralement opposé et de la même manière.

Peu de temps après la différenciation de ces deux premiers tubes criblés, apparaissent les deux premiers vaisseaux ligneux *f* et *f'*. Déjà à ce moment, on peut constater que

(1) Chauveaud, *Mode de formation des tubes criblés* (Ann. Sc. nat., 1896).

les deux tubes criblés ne sont pas situés exactement sur le diamètre perpendiculaire à celui qui passe par les deux premiers vaisseaux, mais sont un peu plus rapprochés de l'un des vaisseaux que de l'autre.

L'écart est encore très faible, il est vrai, mais sur des éléments à cet état, une différence de une ou deux cellules peut produire postérieurement de grandes modifications.

Un peu plus tard, d'autres tubes criblés s'établissent autour des deux premiers. Mais ils ne se forment pas aussi rapidement d'un côté que de l'autre. Nous voyons, dans la figure 2 (Pl. VII) que l'un des deux massifs libériens $fl'p$, contient plus de tubes criblés que le massif flp . En outre, dès ce moment, $fl'p$ s'allonge tangentiellement plus que flp . La figure 3 montre le même phénomène un peu plus accentué, avec les premiers cloisonnements de l'assise génératrice libéro-ligneuse, qui commencent à s'établir. Ces cloisonnements, au lieu de se former à la partie interne de chaque îlot libérien, s'établissent d'abord du côté du faisceau fbp pour se prolonger dans la suite vers l'autre faisceau $fb'p$. Ils apparaissent, en même temps, plus nombreux vers $fl'p$ que vers flw .

Bientôt, le péricycle se cloisonne tangentiellement, et l'endoderme qui a subérisé ses membranes ne tarde pas à exfolier tout le parenchyme cortical.

Sur une racine plus âgée (Pl. VII, fig. 4), nous voyons en coupe transversale que : 1° l'îlot libérien $fl'p$ est plus développé que l'îlot flp ; 2° les deux faisceaux ligneux primaires maintenant complètement lignifiés ne sont pas exactement dans le prolongement l'un de l'autre, comme nous l'avons trouvé dans l'*Atriplex crassifolia* (Pl. V, fig. 2), mais un peu courbés en arc vers le massif libérien le plus petit flp (Pl. VII, fig. 4) ; 3° le bois secondaire normal est déjà plus développé du côté du liber $fl'p$ que du côté de flp .

Reprenons les désignations que nous avons employées déjà quand nous avons étudié la structure de la racine chez l'*A. crassifolia*, et désignons par N_1 , N_2 , N_3 , N_4 , les quatre arcs de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale. Nous

voyons que l'arc N_1 est moins développé que l'arc N_2 (fig. 4, I). Les arcs N_3 et N_4 au début ne présentent pas une grande inégalité, mais plus tard, l'arc N_4 se développe plus que N_3

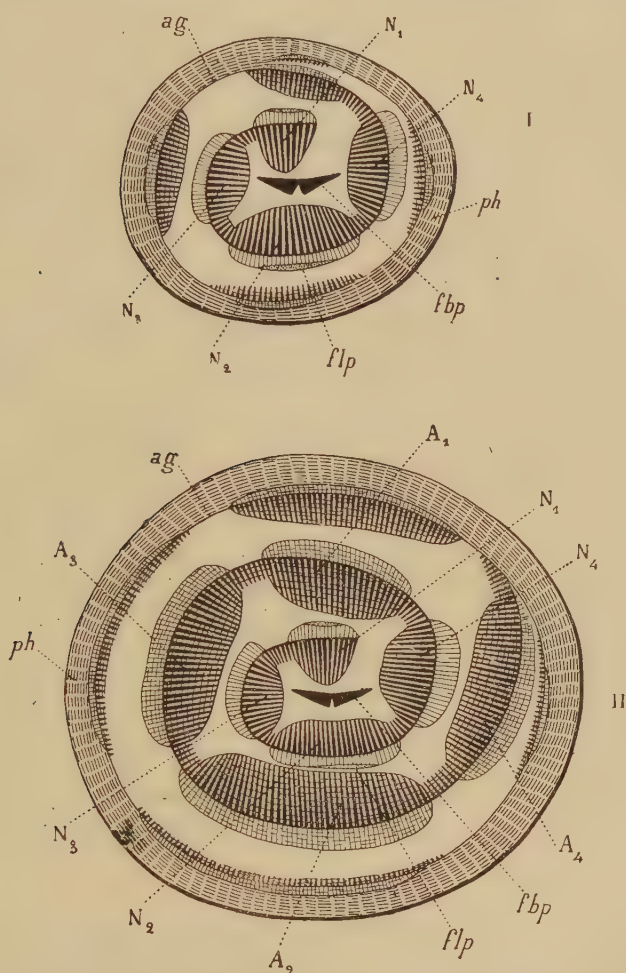


Fig. 4. — *Salsola Kali* L. — Section transversale de la racine à deux états différents. — Mêmes lettres que dans la figure 2.

(fig. 4, II). Tandis que N_3 reste presque sur le prolongement des arcs N_1 et N_2 , l'arc N_4 s'écarte bientôt, par une de ses extrémités de N_1 , qui est très réduit, tout en restant en

contact avec N_2 , beaucoup plus allongé tangentiellement.

Pendant que ces formations s'établissent dans l'assise génératrice libéro-ligneuse normale, le péricycle donne naissance à des arcs générateurs anormaux que je désignerai encore par $A_1 A_2 \dots$ etc. Parmi les quatre premiers arcs ainsi constitués, les arcs A_1 et A_3 extérieurs à N_1 et N_3 prennent moins de développement que chacun des arcs A_2 et A_4 extérieurs aux arcs normaux les plus grands N_2 et N_4 . Il en résulte que l'arc A_1 se trouve presque sur le prolongement de l'extrémité libre de N_4 d'un côté, tandis qu'il reste en relation avec A_3 de l'autre. L'arc A_2 , beaucoup plus étendu, se trouve sur le prolongement de A_3 d'un côté, de A_4 de l'autre (fig. 4, II). L'ensemble des formations libéro-ligneuses normales et anormales prend alors l'apparence d'une spirale formée par la suite des arcs $N_1 N_3 N_2 N_4 A_1 A_3 A_2 A_4$, qui se continue à mesure que de nouvelles formations s'établissent.

Il arrive parfois que, au lieu d'avoir l'apparence d'une spirale simple on ait celle de deux spirales emboîtées l'une dans l'autre, et formées alors, la première par les arcs $N_1 N_3 A_2 A_4$, la seconde par $N_2 N_4 A_1 A_3$. Cette disposition est particulièrement constante vers le haut de la racine, et à la base de l'axe hypocotylé (Pl. X, fig. 5).

Chez d'autres espèces, telles que le *S. collina* Moq., le *S. vermiculata* L., le *S. Soda* L. la structure de la racine est tout à fait analogue. Dans cette dernière espèce, en particulier, l'apparence spiralée des formations successives donne à l'ensemble de la coupe transversale un aspect tout à fait spécial.

Parmi les Cyclolobées j'ai retrouvé cette disposition chez plusieurs espèces. Voyons ce qui se passe en particulier chez l'*Atriplex hastata*.

Suivons le développement de la racine depuis le début des formations primaires. Vers le sommet de la racine, une coupe transversale montre encore que les premiers tubes criblés sont plus développés d'un côté que de l'autre de

chacun des massifs vasculaires primaires (Pl. VI, fig. 4) et que l'un des massifs libériens, $fl'p$, est plus allongé tangentiellement et plus développé que le massif libérien flp . Plus tard cette asymétrie s'accroît : le faisceau libérien $fl'p$ continue à s'étendre tangentiellement beaucoup plus que l'autre ; en outre, les premiers cloisonnements de l'assise génératrice normale, au lieu de s'établir exactement à l'intérieur de chacun des îlots libériens, s'établissent un peu sur le côté tourné vers le faisceau flp .

A partir de ce moment, l'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement de l'assise génératrice normale et des cloisonnements établis dans le péricycle. L'assise génératrice normale fonctionne peu de temps dans les arcs N_1 et N_2 , mais elle continue plus longtemps dans les arcs N_3 et N_4 (Pl. VI, fig. 2), qui ont d'ailleurs un développement inégal. Bientôt, tandis que l'arc générateur N_3 , moins développé, reste en relation avec N_1 et N_2 , l'arc N_4 s'isole de N_1 et se trouve sur le prolongement de A_1 par une de ses extrémités, tout en restant en relation de l'autre côté, avec N_2 (Pl. VI, fig. 2). L'assise génératrice passe donc dans les arcs N_1 , N_3 , N_2 , N_4 , puis A_1 . Le phénomène s'accroît à mesure que de nouveaux arcs s'établissent, et la coupe transversale d'une racine âgée offre identiquement la même structure que celle du *Salsola Kali* (fig. 4).

J'ai constaté cette disposition chez l'*A. hortensis*, l'*A. rosea*, l'*A. tornabeni*, l'*A. Halimus*, l'*A. nitens*, ainsi que chez quelques *Chenopodium*, en particulier le *C. opulifolium*.

B. — *Les arcs générateurs sont très étroits.* — Comme je l'ai dit précédemment, l'asymétrie qui se manifeste dans ce cas paraît moins accentuée que dans les exemples précédents. Cela tient à ce que les formations secondaires normales prennent peu de développement et à ce que les formations d'origine péricyclique produisent des faisceaux libéro-ligneux très réduits, plongés dans un parenchyme ligneux centrifuge

abondant. Dès lors, les faisceaux, au lieu d'avoir leurs extrémités, comme dans les cas précédents, rapprochées les unes des autres, se trouvent isolés, de telle sorte que la structure asymétrique et la disposition en spirale sont moins faciles à reconnaître.

Dans le groupe des Cyclolobées, les genres *Salicornia* et *Obione* rentrent dans cette catégorie.

SALICORNIA HERBACEA L. — Une section transversale vers le sommet de la racine du *S. herbacea* (Pl. VI, fig. 3) montre que, durant les premiers cloisonnements péricycliques, la lame vasculaire primaire n'est pas disposée rigoureusement au centre du cylindre central. Vers l'un des deux massifs libériens, *flp*, les cellules de métaxylème ont un diamètre plus réduit et sont moins nombreuses que vers l'autre, *flp*. Cette asymétrie, qui se manifeste peu à ce moment, s'accroît dans la suite, comme nous l'avons vu en détail dans les exemples précédents.

Il en est de même dans les *S. Emerici* et *fruticosa*.

OBIONE PEDONCULATA Moq. — Le genre *Obione* offre un exemple analogue. Chez l'*O. pedunculata* en effet, le développement est inégal dès le début des formations primaires, et plus tard, on trouve la même structure que chez le *Salicornia herbacea*.

Parmi les Spirobolées, les espèces de plusieurs genres (*Suaeda*, *Haloxylon*, etc.) possèdent un accroissement en épaisseur produit par des arcs péricycliques très étroits. Dans tous les exemples que j'ai étudiés, j'ai constaté la même disposition : j'ai suivi le développement de la racine chez le *Suaeda maritima* D. et chez le *S. altissima* Pall. J'ai obtenu des résultats analogues à ceux que j'ai figurés pour le *Salsola Kali* (Pl. VII, fig. 1-2-3). Il en est de même pour le *Suaeda fruticosa* Forsk., ainsi que pour les genres *Haloxylon* et *Anabasis*.

Il me semble inutile de multiplier davantage ces exemples ; il nous faut maintenant rechercher quelles peuvent être l'origine et la cause de cette asymétrie : c'est ce qui fera l'objet du second chapitre.

CHAPITRE SECOND

RAPPORT ENTRE LA STRUCTURE ANATOMIQUE DE LA RACINE ET LA DISPOSITION DE L'EMBRYON DANS LA GRAINE.

Nous venons de voir que la racine, chez les Chénopodiées, présente parfois une asymétrie de structure. En suivant le développement des formations primaires, nous avons constaté que, dès le début, cette asymétrie se manifeste. Il était donc naturel de penser que la cause initiale devait être antérieure aux premiers développements de la racine.

J'ai été amené de la sorte à faire l'étude anatomique de la graine.

On sait que, chez les Chénopodiées, l'embryon est enroulé autour d'un albumen farineux. Moquin-Tandon (1), dans le Prodrôme de de Candolle, a divisé les Chénopodiées en deux sous-ordres d'après les caractères de l'embryon :

1° L'ordre des *Cyclolobées* qui présentent un embryon enroulé autour de l'albumen ;

2° L'ordre des *Spirolobées*, chez lesquels l'embryon est enroulé en spirale.

Cette division a été maintenue par Eichler (2), et avec restriction, par M. Volkens (3) qui la considère comme pratique, mais non comme naturelle.

Au point de vue de la racine, nous avons vu que les Spirolobées ont une structure dissymétrique, mais que certaines Cyclolobées en présentent une semblable.

(1) Moquin-Tandon, *Prodrôme de de Candolle*, 1849.

(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, 1875-1878.

(3) Volkens, *loc. cit.*, p. 52.

A. — **Cyclolobées.** — Dans le groupe des Cyclolobées, l'embryon dans la graine présente deux dispositions :

Chez l'*Atriplex hastata*, l'*A. nitens*, le *Chenopodium opulifolium*, etc., l'embryon forme un cercle complet, de

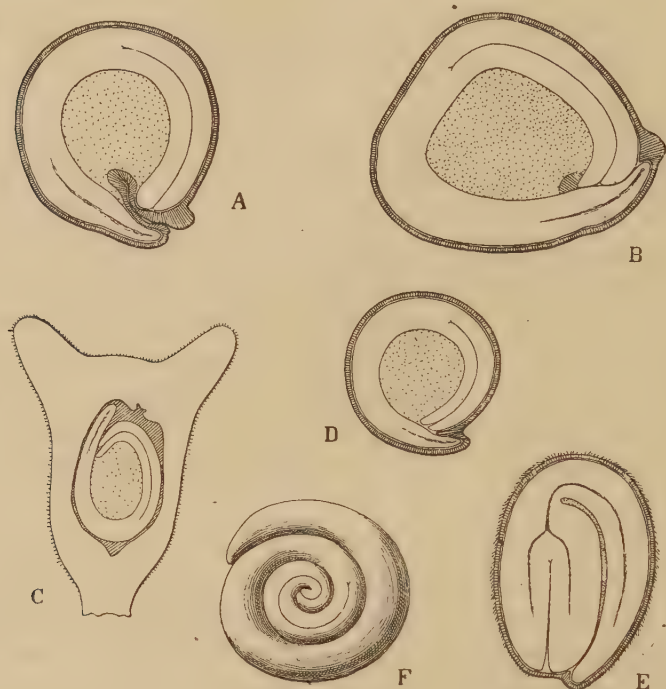


Fig. 5. — Sections longitudinales médianes dans les graines montrant la disposition de l'embryon. — A, *Atriplex hastata* L.; B, *A. hortensis* L.; C, *Obione pedunculata* Moq.; D, *Chenopodium opulifolium* Schrad.; E, *Salicornia herbacea* L. (d'après Van den Berghé); F, *Salsola Soda* L., l'embryon étant dégagé du tégument de la graine.

telle sorte que le sommet des cotylédons s'applique exactement sur l'extrémité de la radicule (fig. 5).

Dans les genres *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, de même que chez l'*Atriplex crassifolia*, le *Chenopodium rubrum*, etc., le sommet des cotylédons ne se trouve pas, dans la graine mûre, au contact de l'extrémité de la radicule (fig. 6). C'est d'ailleurs ce que Moquin-Tandon a entrevu en disant que l'embryon est *annulaire*, ou *presque annulaire*.

Étudions en détail ce qui existe chez l'*Atriplex hastata*, par exemple : la graine de cette plante, disposée verticalement dans le fruit, présente en section longitudinale, un embryon

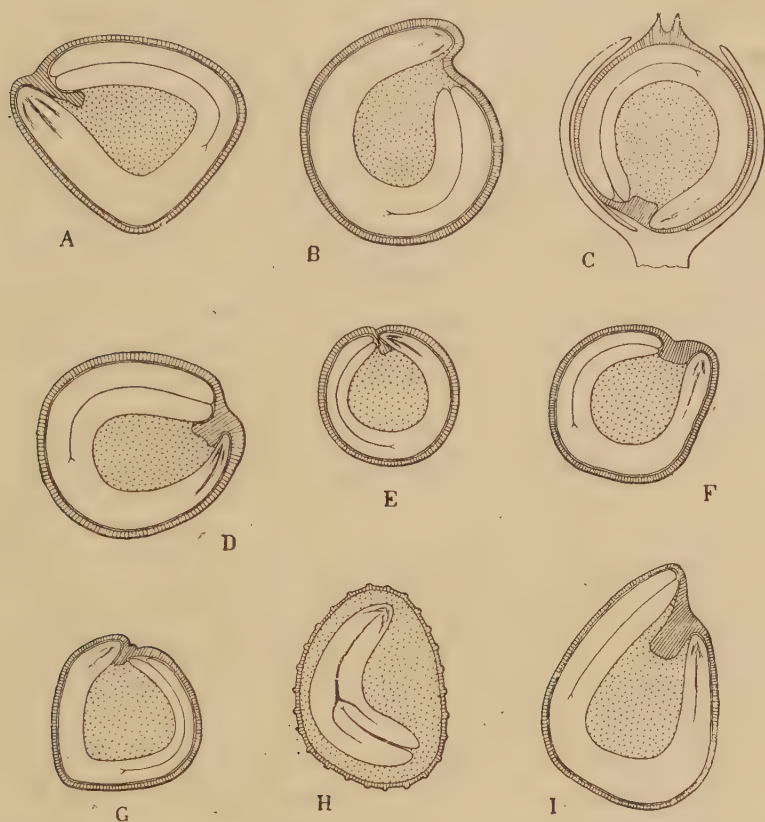


Fig. 6. — Sections longitudinales médianes dans les graines, montrant la disposition de l'embryon. — A, *Atriplex crassifolia* Moq. ; B, *Beta vulgaris* L. (d'après Volkens) ; C, *Chenopodium Bonus-Henricus* L. (d'après Volkens) ; D, *C. rubrum* L. ; E, *C. murale* L. ; F, *Blitum virgatum* L. ; G, *Obione portulacoides* Moq. ; H, *Salsicornia macrostachya* Moric. ; I, *Kochia scoparia* Schrad.

entourant complètement l'albumen ; le sommet des cotylédons vient s'appliquer sur la radicule en écrasant un repli du tégument de la graine (fig. 5, A). Cet exemple rentre donc dans le premier cas que nous venons d'établir. Durant son développement, l'embryon fixé au suspenseur par la radi-

cule, se recourbe progressivement tout autour de l'albumen, les cotylédons n'absorbant au fur et à mesure de leur développement qu'une faible quantité de la provision nutritive qu'ils entourent. Le sommet des cotylédons vient bientôt contre la radicule, de telle sorte que la région dorsale de l'un d'eux s'appuie sur son extrémité en la recouvrant sur une longueur plus ou moins grande et en la comprimant. Il se produit alors une déformation de la radicule qui s'aperçoit bien extérieurement, lorsque, ouvrant la graine avec précaution, on dégage l'embryon (fig. 5, A, B).

Une coupe transversale dans cette région nous a montré (Pl. VI, fig. 1) que le parenchyme cortical ne subit pas de modification, mais que le cylindre central présente une faible asymétrie, par suite d'un léger déplacement des faisceaux ligneux et libériens.

Il en est de même dans d'autres *Atriplex* tels que l'*A. hortensis* (fig. 5, B), l'*A. nitens*, etc.

Étudions maintenant la graine de l'*A. crassifolia* : une section longitudinale dans cette graine présente un embryon entourant, comme dans les cas précédents, un albumen farineux. Mais ici le sommet des cotylédons se trouve toujours à une certaine distance de la radicule (fig. 6, A) ; il n'y a pas compression de l'un par l'autre.

Une coupe transversale vers le sommet de la radicule nous a montré qu'il y avait symétrie parfaite de tous les éléments : le parenchyme cortical présente, sur tout son pourtour, une épaisseur égale, et, dans le cylindre central, les formations ligneuses et libériennes sont, dès le début, symétriques deux à deux (Pl. V, fig. 1).

Dans le genre *Atriplex* nous trouvons donc, pour la disposition de la radicule et pour la structure de la racine, les deux dispositions signalées.

Plusieurs autres genres sont dans le même cas. Dans le genre *Chenopodium*, tandis que chez le *C. Bonus-Henricus*, le *C. murale* (fig. 6, C, D, E) etc., la radicule n'est pas com-

primée, chez le *C. opulifolium* (fig. 5, D), le sommet des cotylédons vient recouvrir la radicule vers son extrémité. Nous avons vu précédemment que chez les premiers la structure de la racine est symétrique, tandis que chez le *C. opulifolium*, la racine offre une disposition spiralee.

Les deux genres *Salicornia* et *Obione* sont particulièrement intéressants à ce point de vue :

SALICORNIA. — Plusieurs auteurs ont déjà insisté sur la disposition de la radicule dans la graine chez les espèces de ce genre. Tandis que Gussone (1), Moquin-Tandon (2) ne précisent pas la position de l'embryon dans la graine, Duval-Jouve (3) y insiste longuement. Il reconnaît parmi les *Salicornia* deux sections :

1° Ceux chez lesquels la graine possède un albumen abondant et un embryon droit ou légèrement courbé. Ce cas est réalisé par le *S. macrostachya* Moric (fig. 6, H), rangé par plusieurs auteurs (Moricand, Gussone, Duval-Jouve) dans le genre *Arthrocnemum*.

2° Ceux chez lesquels l'albumen est presque nul, et l'embryon replié sur lui-même au niveau de la tigelle. Ce cas est réalisé par le *S. herbacea* L. (fig. 5, E), le *S. Emerici* J. Duval-J., le *S. fruticosa* L.

Ces deux divisions correspondent exactement à celles que j'ai établies précédemment, suivant que la structure de la racine est symétrique ou asymétrique.

OBIONE. — Dans le genre *Obione*, il n'y a pas, à ma connaissance, de recherches spéciales précisant la position de la radicule dans la graine. Néanmoins M. Volkens (4) représente une section de la graine d'*O. pedunculata*. J'ai étudié un grand nombre de graines de cette espèce, provenant d'origines diverses; j'ai pu constater que le contact entre les

(1) Gussone, *Fl. sin. Syn.*, I, p. 5.

(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 144.

(3) Duval-Jouve, *les Salicornia de l'Hérault* (Bull. Soc. Bot., 1868).

(4) Volkens, *loc. cit.*, p. 65.

cotylédons et la radicule est plus accentué (fig. 5, C) que ne le représente la figure de M. Volkens.

Une section transversale dans la graine d'*O. portulacoïdes* offre une disposition toute différente (fig. 6, G); le sommet des cotylédons est rapproché du sommet de la radicule, mais jamais je n'ai trouvé qu'il y ait recouvrement de l'un par l'autre.

B. — **Spirolobées.** — Dans le groupe des Spirolobées l'embryon est enroulé en spirale dans la graine. L'enroulement peut se produire, soit dans un même plan (*Suaeda*), soit en affectant une disposition légèrement conique (*Salsola*, fig. 5, F). Cette distinction, établie par Moquin-Tandon, n'est d'ailleurs pas absolue.

Dans l'un ou l'autre cas, chez toutes les espèces que j'ai étudiées dans ce groupe, la région tigellaire et les cotylédons viennent, durant le développement de la graine, s'enrouler contre la radicule en la comprimant sur une région plus ou moins étendue de sa longueur.

J'ai montré, en étudiant la structure de la racine (*Salsola Kali*, Pl. VII), que l'asymétrie dans les formations libéro-ligneuses se rencontrait d'une manière constante dans ces plantes.

De toutes ces considérations, il résulte que l'*asymétrie de structure* provient de la compression que les cotylédons exercent sur la radicule durant leur développement : Il se produit dès le début des formations primaires une légère déviation des éléments, puis un retard dans le développement des points où s'exerce la compression par rapport aux régions avoisinantes. Cette première irrégularité étant produite, le développement ultérieur s'effectue inégalement de part et d'autre de la lame vasculaire primaire, et, alors que la cause initiale n'agit plus, l'asymétrie s'accroît de plus en plus.

Elle produit finalement sur la section transversale de la racine cette apparence spiralée que l'on rencontre dans les formations libéro-ligneuses.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

La structure de la racine des Chénopodiacées présente tantôt une *structure symétrique dans les formations libéro-ligneuses*, tantôt une *structure asymétrique*.

Dans ces deux cas, c'est *la position de la radicule dans la graine* par rapport aux cotylédons qui règle la structure.

La *compression mécanique* exercée par la face dorsale de l'un des cotylédons contre la radicule dans la graine *est la cause de l'asymétrie* de structure qui se manifeste dans la suite.

Il me semble intéressant de constater les modifications anatomiques considérables produites, durant tout le développement postérieur, par une cause dont l'action se trouve limitée à un temps relativement court, à la seule période embryonnaire et à celle de la maturation de la graine. J'insiste à dessein sur la disposition asymétrique des formations libéro-ligneuses, car cette disposition frappe immédiatement quand on observe une racine un peu âgée dans certaines espèces.

J'ai résumé dans le tableau suivant les différentes dispositions que je viens de signaler dans la structure de la racine :

- | | | |
|--|---|---|
| I. — <i>Str. symétrique de la racine</i> (Cyclolobées). La radicule n'est pas comprimée dans l'embryon. | a. L'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement d'un méristème interfasciculaire qui s'éloigne vers l'extérieur en s'unissant à des arcs générateurs péricycliques. | <i>Obione portulacoides.</i>
<i>Salicornia macrostachya.</i> |
| | b. L'accroissement de la racine se fait par des arcs générateurs très étendus. | <i>Atriplex crassifolia.</i>
<i>Chenopodium album.</i>
<i>C. quinoa.</i>
<i>Rhagodia hastata.</i> |
| | c. L'accroissement de la racine se fait par des cercles générateurs successifs. | <i>Beta.</i>
<i>Spinacia.</i>
<i>Chenopodium murale.</i>
<i>C. rubrum.</i>
<i>C. Bonus-Henricus.</i>
<i>Camphorosma.</i>
<i>Kochia.</i>
<i>Corispermum.</i> |
| II. — <i>Str. symétrique de la racine</i> (quelques Cyclolobées, les Spirolobées). La radicule est comprimée dans l'embryon. | a. L'accroissement de la racine se fait par le fonctionnement d'un méristème interfasciculaire qui s'éloigne vers l'extérieur en s'unissant à des arcs générateurs péricycliques. | <i>Obione pedunculata.</i>
<i>Salicornia herbacea.</i>
<i>S. fruticosa.</i>
<i>Suaeda.</i> |
| | b. L'accroissement de la racine se fait par des arcs générateurs très étendus se reliant entre eux en prenant une disposition spiralée. | <i>Atriplex hastata.</i>
<i>A. nitens.</i>
<i>A. hortensis.</i>
<i>Chenopodium opulifolium.</i>
<i>alsola.</i>
<i>Suaeda.</i>
<i>Haloxylon.</i>
<i>Anabasis.</i> |

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA TIGE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE LA MARCHE DES FAISCEAUX

Pour suivre la course longitudinale des faisceaux dans le cylindre central, il est nécessaire d'étudier des tiges très jeunes. Je me suis servi dans la grande majorité des cas de plantes issues de germination, et ne possédant au-dessus des cotylédons qu'un petit nombre d'entre-nœuds. Outre la méthode des coupes en séries après inclusion de l'organe dans la paraffine, j'ai eu parfois recours à la technique indiquée par M. Lachmann, qui consiste à disséquer délicatement la plante sous l'eau après avoir coloré le système vasculaire par la fuchsine ammoniacale. C'est là un procédé de contrôle excellent pour vérifier des résultats obtenus par des coupes transversales.

J'ai été amené à distinguer dans les Chénopodiacées, au point de vue qui nous occupe, deux groupes que je vais étudier successivement :

Dans un premier groupe, j'étudierai les plantes chez lesquelles la course longitudinale des faisceaux est *à peu près rectiligne* : le cylindre central de la tige présente alors des faisceaux situés tous à égale distance du centre.

Dans un second groupe j'étudierai les plantes chez lesquelles

(1) Lachmann, *Contribution à l'histoire naturelle des Fougères* (Ann. Sc. nat., 1889, p. 21).

la course longitudinale des faisceaux *est ondulée*. La structure de la tige est alors plus complexe, un certain nombre de faisceaux se trouvant plus rapprochés du centre que les autres.

I. — *La marche des faisceaux primaires est rectiligne.*

Cette disposition est la plus simple à interpréter ; c'est par elle qu'il est donc naturel de débiter. Néanmoins elle ne se présente pas fréquemment chez les Chénopodiacées. Je l'ai rencontrée particulièrement dans les genres *Salicornia*, *Kochia*, *Camphorosma*, chez lesquels un faisceau seulement passe dans chaque feuille, et dans les genres *Salsola*, *Obione*, chez lesquels plusieurs faisceaux se rendent dans une même feuille.

Dans l'un et l'autre cas, d'ailleurs, il n'y a qu'un seul secteur de la tige qui passe dans la feuille. Cette dernière ne reçoit donc qu'une seule méristèle selon l'expression proposée par M. Van Tieghem (1).

Étudions d'abord la structure de la tige et la marche des faisceaux dans le genre *Salicornia*.

SALICORNIA HERBACEA L. — La structure de la tige du *Salicornia* a été l'objet de nombreux travaux par suite de la présence de faisceaux corticaux inversés et de celle d'un parenchyme assimilateur sous-épidermique tout particulier.

Une coupe transversale faite vers le milieu d'un entrenœud présente six faisceaux primaires, que nous numérotions 1, 2, 3..., 6 (fig. 7 et Pl. VI, fig. 4), dont deux plus gros, 2 et 5, qui passent dans la feuille au prochain nœud ; les autres sont les faisceaux caulinaires. En effet, faisons des coupes sériées jusque vers le haut de l'entrenœud, nous voyons que vers ce niveau les faisceaux 2 et 5 s'inclinent

(1) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1898, p. 269.

pour passer dans la feuille; quant aux autres faisceaux, ils émettent en ce point, chacun une ramification: les branches α et α' , issues respectivement de 3 et de 4, se réunissent l'une à l'autre (fig. 7); il en est de même des branches β

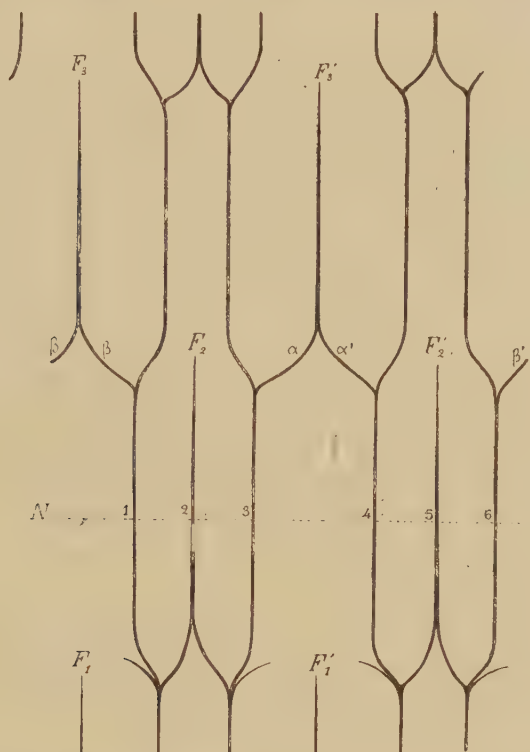


Fig. 7. — Course des faisceaux dans le *Salicornia herbacea* L. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires; 2, 5, faisceaux foliaires se rendant dans les feuilles F_2 et F'_2 ; α , α' , β , β' , branches émises par les faisceaux caulinaires pour former de nouveaux faisceaux foliaires.

et β' , issues des faisceaux 1 et 6. Ainsi se trouvent constitués, dans un plan perpendiculaire à celui des faisceaux 2 et 5, deux nouveaux faisceaux destinés aux feuilles de l'entre-nœud suivant.

Chaque faisceau foliaire ne persiste donc que l'espace d'un entrenœud dans la tige. Ce cas est le plus simple de ceux que nous aurons à voir.

On sait que dans les genres *Salicornia* et dans plusieurs genres voisins, le système foliaire est très réduit (Pl. VI, fig. 5). Duval-Jouve (1) dit à ce sujet que « les feuilles sont décurrentes, appliquées contre les entrenœuds, les recouvrant entièrement, soudées par leurs bords et ne s'isolant qu'à leur pointe contre la base de l'entrenœud supérieur, ce qui simule des articulations ».

A sa sortie du cylindre central, chaque faisceau foliaire, tel que 2 (fig. 7), se divise en trois branches, dont l'une, celle du milieu, gagne la pointe foliaire, tandis que les deux autres, latérales, s'incurvent bientôt et redescendent dans le parenchyme cortical, vers la base de l'entrenœud, en envoyant diverses anastomoses.

Il en résulte que, dans une coupe transversale, ces faisceaux corticaux sont inversés, c'est-à-dire ont leur bois tourné vers l'extérieur, leur liber vers l'intérieur, comme l'a montré M. Dangeard (2) dans ses recherches sur les *Salicornia*. Récemment M. Potebnia (3) a repris cette étude : il a pu suivre le développement de ces faisceaux durant l'accroissement en longueur de l'entrenœud.

HALOXYLON ET ANABASIS. — Dans les genres *Haloxyylon* et *Anabasis*, qui, par leur aspect extérieur, se rapprochent du *Salicornia*, la marche des faisceaux primaires dans le cylindre central présente une faible différence avec ce que nous venons de voir :

Chez l'*Haloxyylon articulatum* Cav., il y a vers la base de l'entrenœud six faisceaux (fig. 8). Désignons-les par les n^{os} 1, 2, 3..., 6, correspondant à ceux de la figure précédente. Les faisceaux 2 et 5 vont dans les feuilles F et F' ; les autres, 3 et 4 d'une part, 1 et 6 d'autre part se réunissent deux à deux vers le milieu de l'entrenœud en donnant les

(1) Duval-Jouve, *Des Salicornia de l'Hérault* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1868).

(2) Dangeard, *Recherches sur la structure des feuilles de Salicornia et de Salsola* (Bull. de la Soc. linnéenne de Normandie, s. IV, t. II, p. 88).

(3) Potebnia, *Études sur les Halophytes de la Crimée*, 1894.

faisceaux tels que R. Dans le haut de l'entrenœud, tandis que les faisceaux 2 et 5 quittent le cylindre central, chacun des faisceaux R et R' se divise en trois branches. L'une, celle du milieu, devient le faisceau foliaire destiné à la feuille F_2 , les deux autres, latérales, constituent de nouveaux faisceaux caulinaires correspondant aux faisceaux 3 et 4, 1 et 6 du nœud précédent, et se comportent comme eux.

La seule différence entre ce cas et celui du *Salicornia* consiste donc en ce que les faisceaux caulinaires 3 et 4, ainsi que 1 et 6, se réunissent deux à deux sur une partie de leur trajet dans chaque entrenœud, chez le genre *Haloxyton*, tandis qu'ils restent toujours isolés chez le *Salicornia*.

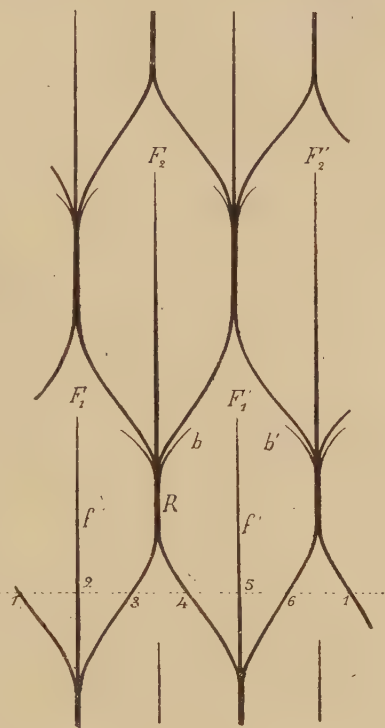


Fig. 8. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Haloxyton articulatum* Cav. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires s'unissant deux à deux pour former les faisceaux R; 2, 5, faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_1 et F'_1 ; b, b', faisceaux destinés au bourgeon axillaire de la feuille F'_1 .

CAMPBOROSMA MONSPELIACUM L. — Dans les genres *Camphorosma*, *Kochia*, *Corispermum* parmi les Cyclobées, et *Suaeda* parmi les Spirolobées, les feuilles, au

lieu d'être régulièrement opposées, comme dans les cas précédents, sont alternes suivant le cycle 2/5 sur toute l'étendue de la plante. Néanmoins la marche des faisceaux est analogue, comme je vais le montrer.

Une coupe transversale sur une très jeune tige de *Camphorosma monspeliacum* offre la disposition suivante : à l'inté-

rieur d'un épiderme simple, dont les cellules se prolongent en longs poils, se trouve le parenchyme cortical constitué par des cellules arrondies, présentant entre elles de nombreux méats ; l'endoderme est très peu distinct des autres assises corticales.

Le cylindre central débute extérieurement par un péri-cycle dont les cellules s'épaississent en fibres (*fp*, fig. 9) au

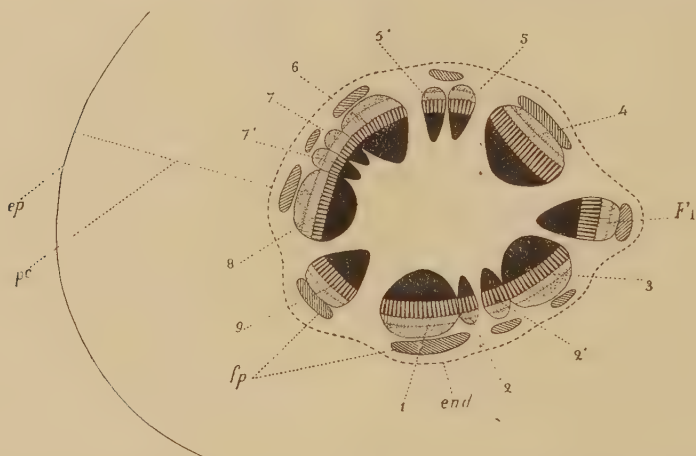


Fig. 9. — *Camphorosma monspeliacum* L. — Section transversale d'une tige jeune au-dessous de l'insertion de la feuille F_1 . — *ep*, épiderme; *pc*, parenchyme cortical; *fp*, fibres péricycliques; *end*, endoderme; 1, 3, 4, 6, 8, faisceaux caulinaires de la tige; 2, 2', 5, 5', 7, 7', 9, faisceaux foliaires.

dos de chaque faisceau libéro-ligneux. Immédiatement au-dessous de l'insertion d'une feuille, soit de la feuille F_1 , la coupe transversale de la tige présente l'aspect représenté par le schéma de la figure 9. Les faisceaux libéro-ligneux y sont encore isolés les uns des autres, l'assise génératrice n'ayant pas encore fonctionné dans leur intervalle ; ils constituent environ neuf massifs libéro-ligneux que j'ai numérotés comme dans les exemples précédents. En suivant par des sections à différents niveaux les changements qui se produisent, nous voyons que les faisceaux 1, 3, 4, 6 et 8 persistent dans le cylindre central, tandis que les autres passent dans les feuilles (fig. 10). Suivons en particulier les

faisceaux 3 et 4, situés de chaque côté de la feuille F_1 . D'abord simples, ces faisceaux ne tardent pas à détacher latéralement chacun une branche α et α' . Ces deux branches, après avoir circulé parallèlement sur une certaine longueur, se rapprochent et forment, par leur union, un nouveau faisceau foliaire, destiné à la feuille F_6 directement au dessus de F_1 .

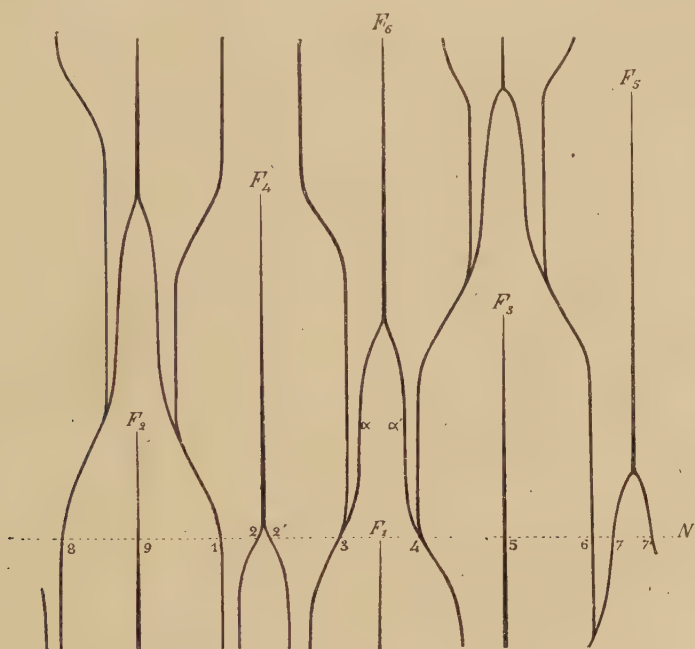


Fig. 10. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Camphorosma monspeliacum* L. — N, niveau de la section représentée dans la figure 9. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

Il en est de même pour les autres faisceaux foliaires, comme le montre la figure 10 qui résume cette disposition.

En comparant la marche des faisceaux dans ce cas avec ce que nous avons constaté chez le *Salicornia*, nous voyons que, en dehors de la disposition des feuilles, les faisceaux foliaires, au lieu de ne séjourner que durant l'espace d'un entrenœud dans le cylindre central, persistent ici sur une longueur de plus de deux entrenœuds.

Lorsque la tige devient plus âgée, chaque faisceau cauli-

naire émet de nouveaux faisceaux destinés aux rameaux axillaires, et la structure devient beaucoup plus complexe.

Outre les genres cités plus haut, j'ai retrouvé une marche des faisceaux analogue chez les *Kochia hirsuta* Nolte, *K. scoparia* Schrad., *Corispermum canescens* Kit., *C. hyssopifolium* L., *Suaeda fruticosa* L., etc. Je n'insisterai pas autrement sur chacun de ces exemples.

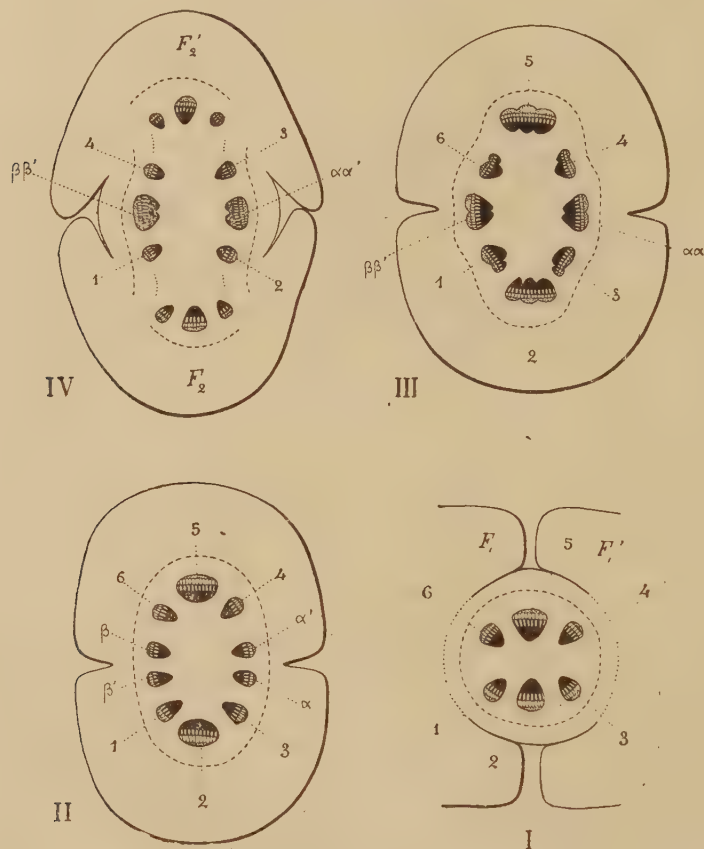


Fig. 11. — *Salsola Soda* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1 , N_2 , N_3 , N_4 de la figure 12. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires; 2, 5, faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_2 et F'_2 ; α , α' , β , β' , branches destinées à former les faisceaux foliaires des feuilles F_3 et F'_3 .

SALSOLA SODA L. — Dans le genre *Salsola*, les feuilles sont régulièrement opposées. Chaque feuille ne reçoit qu'un seul

faisceau, mais, vers sa sortie du cylindre central, ce faisceau, qui est très élargi tangentiellement, se divise en trois branches. Voyons la marche des faisceaux sur la longueur de deux entrenœuds dans le *S. Soda* L.

Le cylindre central présente à la base d'un entrenœud, au-

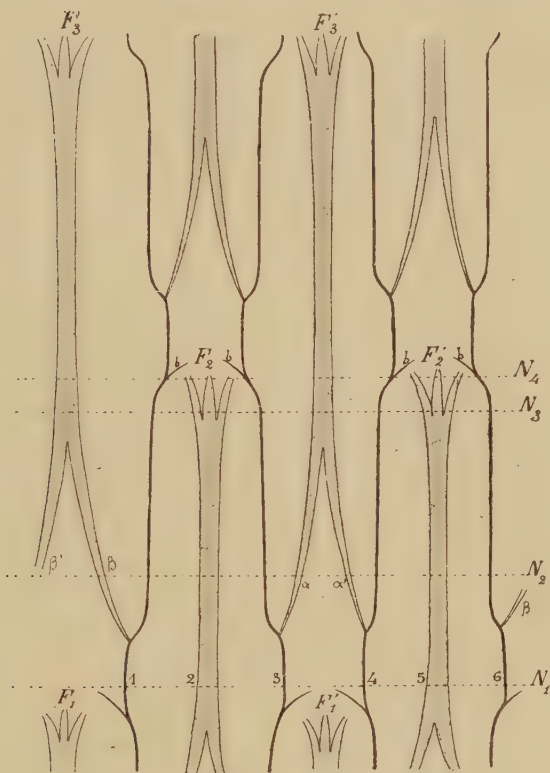


Fig. 12. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Salsola Soda* L. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

dessus des feuilles F_1 et F_1' , six faisceaux symétriques deux à deux que nous numérotions 1, 2, 3,.... 6 (fig. 11). Les faisceaux 2 et 5 sont les faisceaux foliaires, plus élargis que les autres qui sont les faisceaux caulinaires. Un peu plus haut dans l'entrenœud, ces quatre faisceaux émettent chacun une ramification, en sorte que le nombre total est porté à dix (fig. 11-II). Désignons, comme nous l'avons fait en étudiant

le *Salicornia*, par α et α' les ramifications de 3 et de 4, par β et β' celles de 1 et 6.

Vers le haut de l'entrenœud les branches α et α' se réunissent, ainsi que β et β' , pour former de nouveaux faisceaux (fig. 11-III) destinés aux feuilles F_3 et F'_3 . A ce niveau les faisceaux 2 et 5, qui passent dans les feuilles F_2 et F'_2 , s'écartent tangentielllement et se divisent en trois branches (fig. 12).

Quand des rameaux axillaires se développent à l'aisselle des feuilles, leur appareil vasculaire est constitué par des branches latérales (b , fig. 12) issues des faisceaux caulinaires voisins.

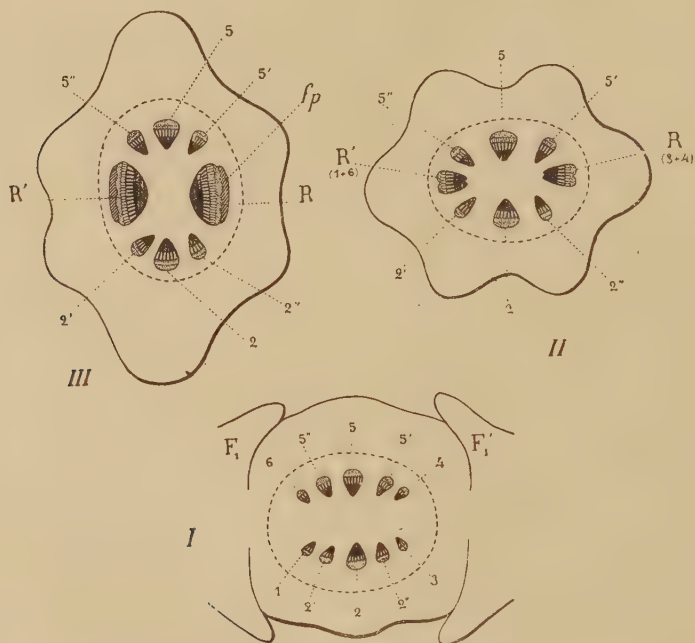


Fig. 13. — *Obione portulacoides* Moq. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1 , N_2 , N_3 de la figure 14. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires se réunissant deux à deux pour donner les faisceaux R et R'; 2, 2', 2'' et 5, 5', 5'', faisceaux foliaires destinés aux feuilles F_2 et F'_2 ; fp , fibres péricycliques.

OBIONE PORTULACOIDES Moq. — Le genre *Obione* présente de grandes analogies avec les cas précédents : les feuilles sont régulièrement opposées et reçoivent trois faisceaux foliaires.

Une coupe transversale faite à la base d'un entrenœud, au-dessus des feuilles F_1 et F'_1 (fig. 14, N_1), présente dans le cylindre central dix faisceaux disposés symétriquement par rapport au plan qui passe par ces deux feuilles. Désignons ces faisceaux par les numéros 1, 2, 2', 2'', 3, 4, 5, 5', 5'', 6 (fig. 13-I). En faisant des coupes successives jusque vers le haut de l'entrenœud, nous voyons que les faisceaux 2, 2', 2'' et 5, 5', 5'' passent dans les feuilles F_2 et F'_2 . Les autres faisceaux sont les faisceaux caulinaires. Dès la base de l'entrenœud ces derniers ne tardent pas à se réunir deux à deux, 3' et 4 d'une part, 6 et 1 de l'autre (fig. 13, II), en constituant les faisceaux R et R'. Au niveau N_3 de la sortie des feuilles F_2 et F'_2 (fig. 13, III), ils s'étalent tangentiellement, et se divisent chacun en cinq branches disposées de la même manière que plus bas (fig. 13, I), mais dans des plans perpendiculaires.

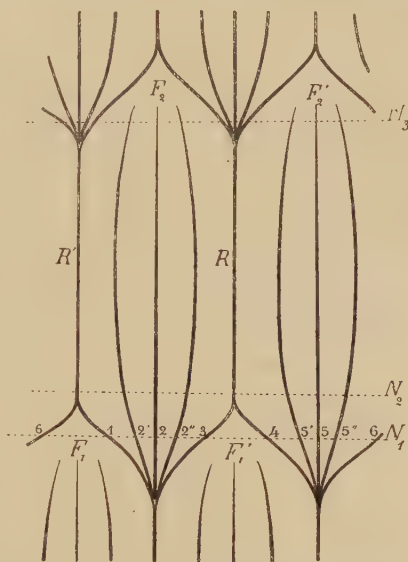


Fig. 14. — Course longitudinale des faisceaux dans l'*Obione portulacoides* Moq. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure précédente.

Si nous comparons cette disposition à celle que nous avons constatée chez le *Haloxyylon articulatum* (fig. 8), nous voyons que la seule différence consiste en ce que, chez l'*Obione*, les deux groupes de trois faisceaux destinés aux deux feuilles d'un même nœud sont constitués dès la base de l'entrenœud, tandis que, chez le *H. articulatum*, les deux groupes de faisceaux foliaires correspondants restent réunis en deux faisceaux dans le cylindre central. Ils ne se divisent chacun en trois branches qu'après leur passage dans la feuille.

Chez l'*O. pedunculata* la marche des faisceaux est analogue ; il en est de même dans le genre *Rhagodia* (*R. hastata*, *R. lanceolata*), sur lequel nous ne nous arrêterons pas.

II. — *La marche des faisceaux primaires est ondulée.*

Cette disposition, plus fréquente que la précédente, se rencontre, à des états plus ou moins accentués, dans les genres *Atriplex*, *Chenopodium*, *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, *Roubieva*, etc., ainsi que dans les familles voisines telles que celles des Amarantacées et des Phytolaccacées.

Je l'étudierai d'abord dans le genre *Atriplex*, qui se rapproche des exemples précédents et chez lequel la marche ondulée des faisceaux est généralement peu prononcée.

ATRIPLEX HASTATA L. — L'échantillon que j'étudie ne présente au-dessus des cotylédons que cinq à six entrenœuds qui n'ont pas encore terminé leur accroissement en longueur. La partie épicotylée de la plante n'a que dix à douze centimètres et porte des feuilles qui sont régulièrement opposées. Faisons une coupe transversale à la base d'un entrenœud, au dessus des feuilles que nous désignons par F_1 et F'_1 (fig. 16, N_1). Le cylindre central contient à ce niveau six massifs vasculaires, 1, 2, 3, 6 (fig. 15, I). Chacun des massifs 2 et 5 est constitué par deux faisceaux, qui, distincts un peu plus bas, se réunissent vers le niveau N_1 , et constituent les faisceaux a_2 et a'_2 destinés respectivement aux feuilles F_2 et F'_2 .

Les autres massifs vasculaires constituent les faisceaux caulinaires. En les suivant jusque vers le haut de l'entrenœud, nous voyons qu'ils ne tardent pas à émettre latéralement chacun une branche (fig. 15, II) ; les faisceaux 1 et 3 émettent respectivement les branches b_2 et c_2 , les faisceaux 4 et 6, les branches b'_2 et c'_2 . Les ramifications b_2 et c_2 marchent parallèlement à a_2 (fig. 16) et passent dans la feuille F_2 . Les deux autres marchent parallèlement à a'_2 et passent dans F'_2 .

Au-dessus du point d'origine des faisceaux b_2 et c_2 ,

chaque faisceau caulinaire émet une nouvelle branche du côté opposé à la précédente. Ce sont α_3 et α'_3 émises respectivement par les faisceaux 1 et 6 ; β_3 et β'_3 par 3 et 4 (fig. 15, III et fig. 16). Ces branches s'unissent deux à deux pour

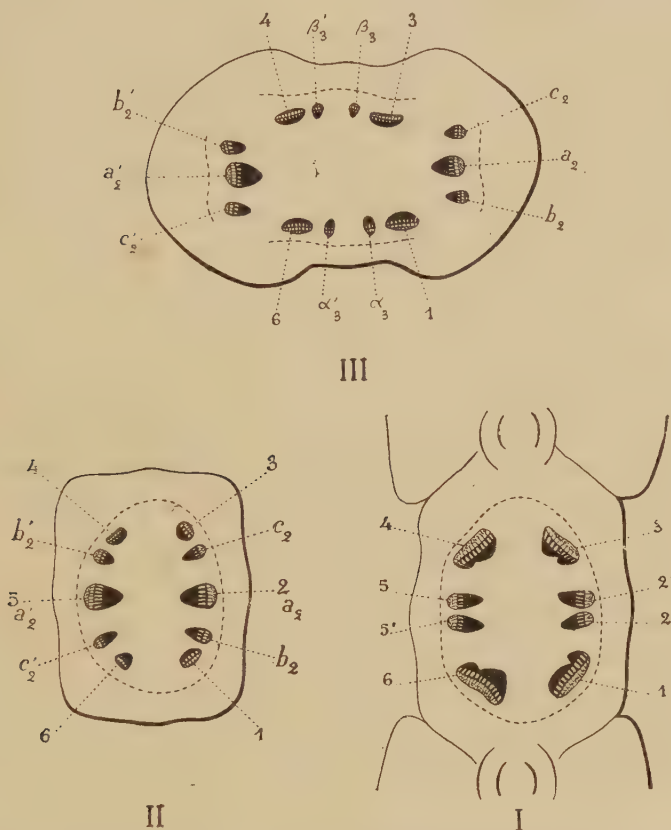


Fig. 15. — *Atriplex hastata* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1 , N_2 , N_3 de la figure 16. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires ; 2, 2', 5, 5', faisceaux foliaires se réunissant deux à deux pour donner les faisceaux a_2 et a'_2 destinés aux feuilles F_2 et F'_2 .

passer dans les feuilles F_3 et F'_3 et correspondent aux faisceaux 2 et 5 que nous avons vus précédemment.

Le schéma 16 représente la course longitudinale des faisceaux. Cette figure nous montre qu'il y a quatre faisceaux réparateurs marchant comme dans les *Salicornia*, mais émettant

chacun successivement deux faisceaux foliaires. Les deux premiers émis s'unissent pour donner le faisceau médian, tandis que les deux autres restent indépendants.

Lorsque l'on considère, non plus une région de la tige en voie d'accroissement, mais une région qui a complètement achevé son allongement, on constate que les faisceaux a_2, b_2, c_2 par exemple de la feuille F_2 (fig. 16) ne quittent plus le



Fig. 16. — Course longitudinale des faisceaux dans l'*Atriplex hastata* (la tige n'a pas encore terminé son accroissement en longueur). — Mêmes lettres et numéros que dans la figure 15.

cylindre central au niveau indiqué par le schéma; ils persistent au delà du niveau N_1 , jusque vers le point d'union des faisceaux α_i et α'_i (fig. 16), destinés à la feuille F_i . Ces derniers sont alors déviés latéralement vers l'intérieur, ainsi que les faisceaux caulinaires qui leur ont donné naissance; par suite, suivant le niveau où l'on fait la coupe, les différents faisceaux sont plus ou moins rapprochés du centre de la tige.

Chez les autres espèces d'*Atriplex* la marche des faisceaux est analogue. J'ai étudié particulièrement à ce point

dé vue les *A. hortensis*, *nitens*, *crassifolia*, *tornabeni*, etc.

Dans tous ces exemples, les feuilles sont opposées à la base ; mais il arrive parfois que, durant la croissance intercalaire, elles deviennent alternes par suite d'un entraînement d'un côté par rapport à l'autre. La marche générale des faisceaux se trouve peu modifiée, mais la symétrie de structure est rompue, comme nous l'avons déjà vu chez le *Camphorosma monspeliacum*. La marche ondulée des faisceaux est accentuée davantage dans ce cas.

Cette disposition se présente d'une manière constante dans les genres *Beta*, *Chenopodium*, *Blitum*, chez lesquels la marche des faisceaux est plus compliquée.

BETA CYCLA L. — Je choisis, comme exemple, cette espèce de préférence aux autres, parce que les entrenœuds s'y allongent beaucoup dès le début de la végétation, l'axe floral se développant ici dès la première année. Les feuilles, qui sont opposées quand la région considérée n'a pas acquis tout son accroissement, deviennent plus tard alternes suivant le cycle $2/5$.

Pratiquons des coupes transversales sur une très jeune tige, de manière à suivre la marche des faisceaux sur un espace de plusieurs entrenœuds. Désignons par F_1 , F'_1 , F_2 , F'_2 , etc., les feuilles des nœuds successifs. Au lieu de suivre les faisceaux en partant de la base d'un entrenœud, comme dans les cas précédents, suivons, pour plus de clarté, les faisceaux en sens inverse, à partir de la feuille (fig. 18).

Nous voyons que, dans chaque feuille jeune, pénètrent trois faisceaux, l'un médian a et deux autres latéraux b et c . Considérons les deux feuilles F_1 et F'_1 par exemple. La première reçoit les faisceaux a_1 , b_1 , c_1 , la seconde a'_1 , b'_1 , c'_1 . La marche des ces faisceaux offre une grande analogie avec celle que nous avons constatée pour les faisceaux désignés par les mêmes lettres dans l'*A. hastata* (fig. 16). En effet, les faisceaux b_1 et c_1 s'unissent, peu de temps après leur sortie

de la feuille, à des faisceaux qui persistent dans le cylindre central et ne sont autres que des faisceaux caulinaires ana-

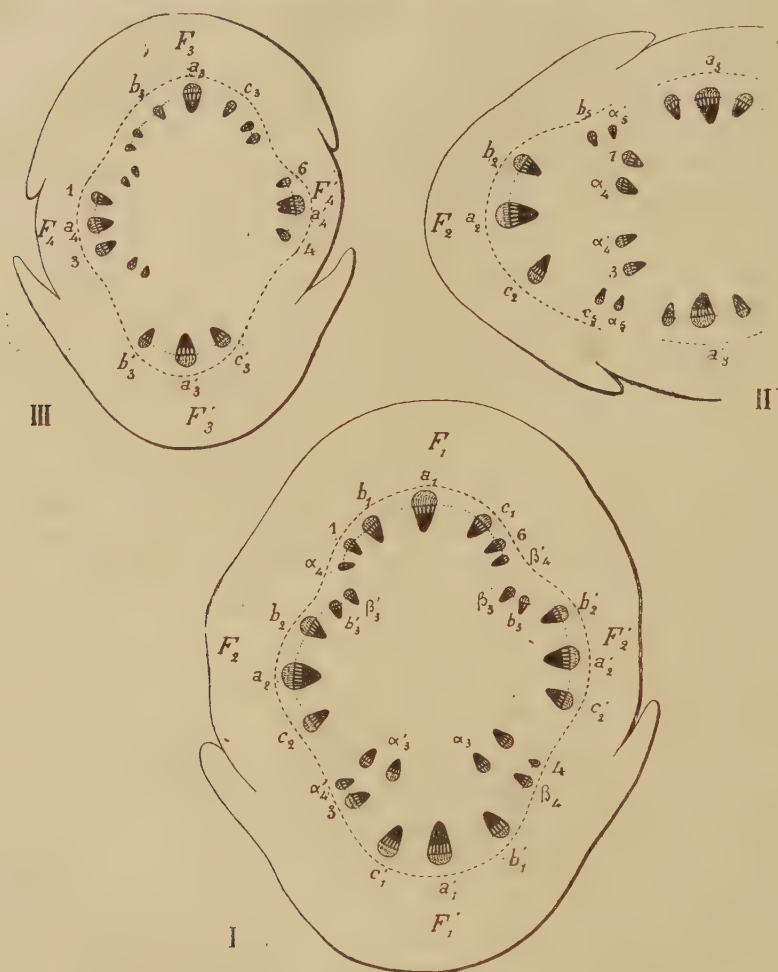


Fig. 17. — *Beta cycla* L. — Sections transversales de la tige aux niveaux N_1 , N_2 , N_3 de la figure 18. — 1, 3, 4, 6, faisceaux caulinaires fournissant les faisceaux foliaires des feuilles F_1 et F'_1 , de même que ceux des feuilles F_4 et F'_4 ; a_1 , b_1 , c_1 , a_2 , b_2 , c_2 , etc., faisceaux foliaires des feuilles F_1 , F_2 , etc.; α_1 , α'_1 , β_1 , β'_1 , a_4 , a'_4 , etc., branches destinées à former les faisceaux a_1 , a'_1 , a_2 , etc. des feuilles F_1 , F'_1 , F_2 , etc. — La ligne en pointillé représente la limite de l'écorce.

logues à ceux que nous avons désignés précédemment par les n^{os} 1 et 3. Les faisceaux b'_i et c'_i s'unissent de la même manière aux faisceaux 4 et 6 (fig. 18).

Le faisceau a_i descend verticalement l'espace de deux entrenœuds en marchant parallèlement à 1 et à 3 (fig. 17, III, et fig. 18). Arrivant au niveau des faisceaux de la feuille F_2 , il se divise en deux branches α_i et α'_i , qui se placent plus près du centre de la tige que les faisceaux a_2 , b_2 , c_2 , de F_2 .

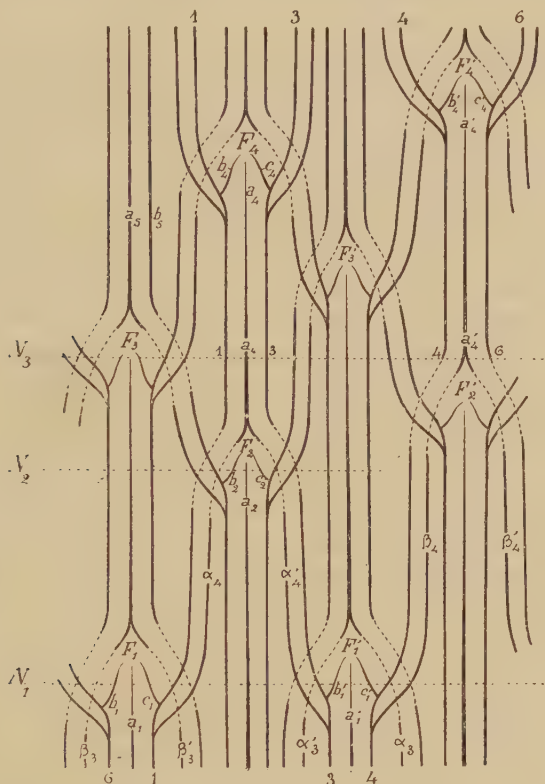


Fig. 18. — Course longitudinale des faisceaux dans le *Beta cyclo* L. — Mêmes lettres et numéros que dans la figure 17.

(fig. 17, II). Les branches α_i et α'_i descendent encore l'espace d'un entrenœud, et viennent prendre naissance, la branche α_i sur le faisceau caulinaire 1, la branche α'_i sur 3, l'une et l'autre, au-dessous des feuilles F_1 et F'_1 .

Le faisceau α'_i se comporte de même : il se divise en deux branches β_i et β'_i , qui prennent naissance respectivement

sur les faisceaux réparateurs 4 et 6, au même niveau que les précédents (fig. 17, I, et fig. 18).

Les faisceaux foliaires, tels que a_i , persistent ainsi durant plus de trois entrenœuds dans le cylindre central avant de passer dans les feuilles.

Les quatre faisceaux réparateurs qui produisent les faisceaux foliaires de F_i et de F'_i ont donc aussi produit ceux de F_1 et de F'_1 .

En suivant la marche des faisceaux à partir des feuilles F_3 et F'_3 , nous aurions constaté la présence d'un autre système de quatre faisceaux réparateurs, indépendants des précédents, et ayant fourni les faisceaux foliaires des feuilles F_3 et F'_3 et des feuilles immédiatement inférieures à F_1 et à F'_1 . De même pour les faisceaux foliaires qui se rendent dans F_2 et F'_2 . En sorte qu'il y a, sur une section transversale faite à un niveau quelconque de la tige, trois systèmes de quatre faisceaux réparateurs chacun, ce qui porte à douze le nombre de ces faisceaux.

Tous se recouvrent les uns les autres, en s'éloignant ou se rapprochant alternativement de l'axe et en entraînant les faisceaux foliaires qu'ils ont produits. Par suite, leur marche est très nettement ondulée. C'est ce que j'ai cherché à représenter par les schémas voisins (fig. 17 et fig. 18), en mettant surtout en évidence les faisceaux correspondant aux feuilles F_4 et F'_4 .

Dans les autres espèces de Betteraves (*Beta maritima*, *B. trigyna*, *B. vulgaris*, etc.), la marche des faisceaux dans l'axe floral et durant la période primaire est analogue; mais les faisceaux sont plus confondus les uns avec les autres, ce qui rend l'interprétation encore plus délicate. En outre, on sait que chez plusieurs espèces il se forme généralement, durant la première année de végétation, une rosette de feuilles à la base de l'axe épicotylé qui s'allonge très peu. La marche des faisceaux est alors un peu différente, et comme cette région est intimement liée à l'axe hypocotylé, nous l'étudierons en traitant du passage de la racine à la tige.

CHAPITRE SECOND

ACCROISSEMENT EN DIAMÈTRE DE LA TIGE. — FORMATIONS SECONDAIRES ET FORMATIONS ANORMALES.

Maintenant que nous connaissons la répartition des faisceaux primaires dans la tige, voyons comment s'établissent les formations libéro-ligneuses postérieures.

Deux cas peuvent se produire :

Dans le premier, il n'y a que des *arcs générateurs péryclicques* qui viennent s'anastomoser avec l'assise génératrice libéro-ligneuse normale.

Dans le second, il se produit des *cercles générateurs péryclicques*, concentriques les uns par rapport aux autres, et toujours indépendants de l'assise génératrice normale.

Ces deux cas extrêmes, entre lesquels existent beaucoup d'intermédiaires, ont déjà été établis par MM. Hérail (1) et Morot (2), puis maintenus par M. Van Tieghem dans son *Traité de botanique* (3). J'insisterai donc peu sur chacun d'eux, et je m'attacherai seulement à montrer l'influence de la course longitudinale des faisceaux sur la structure ultérieure.

I. — L'accroissement de la tige se produit par des arcs générateurs.

A. — *La marche des faisceaux primaires est rectiligne.*

OBIONE PORTULACOIDES Moq. — De très bonne heure, à l'intérieur de chaque faisceau primaire, l'assise génératrice libéro-ligneuse entre en fonctionnement, alors qu'il n'y a pas encore de cloisonnements dans l'intervalle des faisceaux.

Par son bord interne, elle produit des files radiales de six

(1) Hérail, *loc. cit.*, p. 246.

(2) Morot, *loc. cit.*, p. 283,

(3) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1896, p. 221.

à huit assises de cellules. Parmi elles, les unes deviennent des vaisseaux à parois épaissies et lignifiées, les autres des cellules de parenchyme à parois minces (Pl. VIII, fig. 1 et 2).

Par son bord externe, l'assise génératrice fonctionne en donnant des cellules de liber secondaire.

Des cloisonnements s'établissent ensuite entre les faisceaux dans l'assise péricyclique et l'assise sous-péricyclique. Une première cloison tangentielle apparaît d'abord vers le milieu de l'intervalle des deux faisceaux, puis d'autres se forment à droite et à gauche de celle qui est déjà établie et viennent s'unir de chaque côté à l'assise génératrice intrafasciculaire. Il se forme de la sorte une assise continue.

Cet état dure peu de temps. Dans l'intérieur de chaque faisceau, l'assise génératrice ne continue pas à fonctionner, car, lorsque la tige est plus âgée, il n'y a pas plus de cellules dans chaque série radiale produite à l'intérieur du faisceau, que lors de l'établissement de l'assise interfasciculaire.

Mais à l'extérieur du liber de chaque faisceau le péricycle se cloisonne. Il donne de suite naissance à trois ou quatre assises de cellules. Les plus externes produisent, en certains points, des massifs de fibres péricycliques et l'assise subérophellodermique qui entourera plus tard tout le cylindre central; la plus interne devient génératrice et s'unit aux deux bords de l'assise normale, restés libres par suite de l'arrêt de fonctionnement de la région intrafasciculaire (Pl. VIII, fig. 2).

Dans cette seconde phase, une assise génératrice, en partie normale et en partie péricyclique, existe donc et passe extérieurement aux faisceaux normaux. Elle continue à fonctionner comme l'assise génératrice précédente et devient plus tard entièrement péricyclique. Quand elle a produit, en un point déterminé, un faisceau libéro-ligneux, elle cesse de fonctionner dans ce faisceau, aussi bien par son bord externe que par son bord interne. Comme elle continue à fonctionner de part et d'autre, les deux bords libres se relient au-dessus du liber par un arc générateur qui s'établit

dans le phelloderme. Les tissus qui prennent naissance par suite du fonctionnement de l'assise en ce point seront alors des tissus tertiaires (Pl. VIII, fig. 3) (1).

Cette structure est, en beaucoup de points, analogue à celle de la tige du *Strychnos*, comme le fait observer M. Hérail ; de même que chez cette plante, le liber est toujours produit par le bord externe de l'assise génératrice.

Quand un îlot libérien est recouvert par les formations postérieures, il constitue donc un massif de « liber interligneux », en conservant à ce terme la définition que M. Van Tieghem lui a donnée dans son étude sur les Thyméléacées (3).

L'opinion contraire, admise par de Bary, a été souvent discutée, mais, comme le fait remarquer M. Hérail, la simple inspection d'un massif libérien peut guider à ce sujet. En effet, dans les trois figures qui précèdent (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3), la portion externe de chaque îlot libérien présente une disposition irrégulière, tandis que la portion interne offre encore des cloisonnements radiaux, qui témoignent de ce que cette région est la dernière formée.

Latéralement aux îlots libériens, l'assise génératrice ne produit pas de tissus parenchymateux (Pl. VIII, fig. 3), ou bien en produit une très faible quantité, comme l'indique M. Volkens (4). Nous avons déjà insisté sur ce fait en étudiant la structure de la racine chez ces plantes (Pl. V, fig. 4).

SALICORNIA HERBACEA L. — Vers le milieu d'un entrenœud, nous savons que la tige présente, chez cette espèce, ainsi que chez les autres espèces du même genre, six faisceaux primaires. Dans chacun d'eux, de très bonne heure, l'assise génératrice fonctionne. Mais elle ne produit par son bord interne que quatre à cinq cellules dans chaque série radiale, et son fonctionnement s'arrête lorsque des cloisonne-

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, I, p. 821.

(2) Hérail, *loc. cit.*, p. 258.

(3) Van Tieghem, *Recherches sur la structure et les affinités des Thyméléacées et des Pénéacées*. — Ann. des Sc. nat., Bot., 1892, t. XVII, p. 221.

(4) Volkens, *loc. cit.*, p. 43.

ments tangentiels s'établissent dans l'assise sous-péricyclique, entre les faisceaux. Comme dans le cas précédent, des arcs générateurs extralibériens se forment dans la partie interne du péricycle, qui s'est divisé en ce point, et une assise génératrice d'origine complexe s'établit bientôt sur toute la périphérie du cylindre central (Pl. VIII, fig. 5).

L'assise subéro-phellodermique apparaît plus tard dans la partie externe du péricycle. Les arcs générateurs extralibériens se produisent alors dans le phelloderme en donnant des tissus tertiaires. Quant au parenchyme cortical, il ne tarde pas à disparaître, et la tige perd alors l'aspect articulé qu'elle avait eu jusqu'à ce moment.

CORISPERMUM HYSSOPIFOLIUM L. — Dans le genre *Corispermum*, et particulièrement chez le *C. hyssopifolium* et le *C. canescens*, l'assise génératrice normale s'établit en même temps dans l'intérieur de chaque faisceau et dans l'intervalle des faisceaux. Puis, comme dans les exemples précédents, elle fonctionne peu dans chaque faisceau, pour se constituer à nouveau par des arcs péricycliques extérieurs au liber. Elle continue ensuite à se déplacer vers l'extérieur en produisant des faisceaux libéro-ligneux très réduits, bientôt recouverts par les formations postérieures.

Cette marche dans le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse est commune à beaucoup d'autres genres. Je l'ai retrouvée sans modifications chez les *Suaeda*, *Salsola*, *Schoberia*, *Anabasis*, etc.

Les faisceaux libéro-ligneux produits sont ordinairement très réduits, et, par suite, indépendants les uns des autres.

Chez divers *Salsola*, en particulier chez le *S. Kali*, ils prennent néanmoins un allongement tangentiel plus considérable et s'unissent parfois les uns aux autres. Mais, comme ces faisceaux ne se constituent pas simultanément sur les différents points de l'assise génératrice, ils sont inégalement éloignés du centre, et présentent alors une apparence vaguement spiralée, qui a été très exactement signalée par

M. Volkens (1). Cette apparence, surtout visible sur une tige âgée, est bien différente de la structure spiralée que nous avons étudiée dans les racines de cette même plante, et à laquelle nous avons donné une origine toute spéciale.

B. — *La marche des faisceaux primaires est ondulée.*

Dans les tiges des plantes appartenant aux genres *Beta*, *Chenopodium*, *Atriplex*, *Spinacia*, etc., nous avons vu au chapitre précédent que les faisceaux primaires, toujours très nombreux, ne se disposent pas sur un même cercle, en section transversale. Un certain nombre d'entre eux se trouvent toujours internes par rapport aux autres. Cette disposition influe sur les formations libéro-ligneuses postérieures.

BETA VULGARIS L. — Suivons par des coupes transversales l'accroissement de la tige en considérant des entrenœuds successifs de l'axe floral chez le *B. vulgaris*.

De très bonne heure, l'assise génératrice libéro-ligneuse fonctionne dans chaque faisceau, en outre des cloisonnements tangentiels s'établissent de suite entre les faisceaux dans les cellules sous-péricycliques et péricycliques.

Le péricycle, simple au début, se trouve bientôt formé de deux à trois assises de cellules, dont les plus internes constituent l'assise génératrice, en continuité avec le méristème intrafasciculaire.

Dans la Betterave cultivée, de même que dans le *Beta cycla*, le *B. maritima*, cet état persiste peu de temps. En effet, on voit bientôt que le nombre des vaisseaux dans l'intérieur des faisceaux normaux n'augmente plus dans chaque série radiale : l'assise génératrice a cessé de fonctionner en ces points.

Mais son activité se poursuit latéralement aux faisceaux, et par suite, ces derniers se trouvent bientôt recouverts par

(1) Volkens, *loc. cit.*, p. 41.

les arcs générateurs qui se forment extérieurement à eux.

L'assise génératrice, devenue à nouveau continue, est alors en partie normale, en partie péricyclique. Elle fonctionne de la même manière que nous l'avons vu précédemment, en donnant du parenchyme ligneux et en certains points des faisceaux libéro-ligneux. Plus tard, elle devient entièrement péricyclique.

Généralement, le débordement de l'assise génératrice sur le liber ne se fait pas simultanément de chaque côté du faisceau. M. Hérail (1), qui considère ce fait comme général, dit à ce sujet : « Le méristème interfasciculaire se prolonge en dehors du liber, mais d'un seul côté seulement, puis, peu à peu, le cloisonnement gagne dans le péricycle jusqu'au moment où il se rejoint avec le méristème interfasciculaire du côté opposé. Ainsi, jamais le débordement du méristème en dehors du liber par l'intermédiaire du péricycle n'a lieu des deux côtés du faisceau à la fois ; jamais non plus le péricycle ne se cloisonne en dehors du contact du méristème interfasciculaire. »

Je suis tout à fait d'accord avec M. Hérail pour toutes les plantes que j'étudie dans ce paragraphe, et chez lesquelles des faisceaux ont une marche ondulée.

Considérons en effet les schémas de la figure 17 (p. 206). Quand l'assise génératrice cessera de fonctionner dans les faisceaux tels que β'_3 et b'_3 par exemple (schéma 1), le débordement de l'assise génératrice de chaque côté de ces faisceaux ne se fera pas simultanément.

C'est ce que montre la figure relative au *B. maritima* (Pl. VIII, fig. 4). On y voit que l'assise génératrice, *ag*, a donné, à droite du faisceau F, un nombre de cellules beaucoup plus grand que du côté gauche. Ce faisceau F est déjà recouvert par des formations postérieures qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice qui se rétablit en dehors de lui.

J'ai représenté une disposition du même genre chez le

(1) Hérail, *loc cit.*, p. 246.

Chenopodium album (Pl. VII, fig. 5). Les deux faisceaux libéro-ligneux F et F' sont disposés comme les faisceaux précédents β'_3 et β'_3 de la figure 17-1. L'assise génératrice établie d'abord dans ces faisceaux et dans leur intervalle, a fonctionné davantage dans l'intervalle, en sorte que bientôt l'assise *ag* s'est trouvée un peu externe par rapport aux deux faisceaux F et F'. Pendant un certain temps elle est restée en relation avec eux, par ceux de leurs bords tournés l'un vers l'autre, comme le montre la direction des cloisonnements en ces deux points; mais cet état n'a pas persisté, et gagnant chacun des deux autres bords par des cloisonnements péricycliques extérieurs au liber, elle est parvenue à recouvrir complètement les deux faisceaux en les débordant par un côté seulement.

Cette disposition est très fréquente chez les plantes pour lesquelles nous avons constaté une marche des faisceaux nettement ondulée. Mais, chez les autres, telles que les *Salicornia*, *Salsola*, *Obione*, je n'ai pu retrouver la même disposition. J'ai montré, au début de ce chapitre, que chez l'*O. portulacoides* en particulier (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3), les premiers cloisonnements péricycliques qui se font à l'extérieur d'un faisceau sont situés au dos du liber. Ils gagnent de là progressivement à gauche et à droite, pour se joindre simultanément aux deux bords libres de l'assise génératrice. La différence entre ces deux processus n'a d'ailleurs qu'une importance secondaire, et le résultat est analogue dans l'un et l'autre cas.

Dans tous les exemples que nous avons étudiés jusqu'à présent, l'assise génératrice libéro-ligneuse, qui fonctionne d'abord dans l'intérieur des faisceaux libéro-ligneux primaires, conserve son activité pendant un temps très court. C'est ce que nous avons constaté chez les *Obione*, *Salicornia*, *Beta*.

Un certain nombre d'espèces présentent à ce point de vue un intérêt tout spécial : Chez le *Spinacia oleracea*, le *S. spi-*

nosa, et particulièrement chez le *Beta trigyna*, l'assise génératrice libéro-ligneuse normale fonctionne très longtemps, aussi bien dans l'intérieur des faisceaux que dans leur intervalle. Ce n'est que très tardivement, lorsque, chez ces plantes annuelles, la végétation est très avancée, que l'on voit, en certains points correspondant aux faisceaux primaires, l'assise génératrice cesser de fonctionner ; des cloisonnements établis dans le péricycle, au dos du liber, viennent alors réunir les deux bords restés libres de l'assise normale.

Ce fait est d'autant plus curieux que, chez ces mêmes plantes, la racine s'accroît par des formations péricycliques qui se produisent d'une manière très précoce, comme dans la racine du *B. trigyna*, par exemple. Il existe donc à ce point de vue, chez ces espèces, une différence très nette entre la racine et la tige.

II. — L'accroissement de la tige se produit par des cercles générateurs successifs.

Je n'ai rencontré cette disposition chez les tiges des plantes que j'ai étudiées que dans les genres *Kochia* et *Camphorosma*.

Pour le genre *Camphorosma* en particulier, les auteurs antérieurs à M. Volkens ont admis que la tige s'accroissait par des formations libéro-ligneuses normales, faisant par suite une exception aux autres plantes de la famille. M. Volkens le premier a signalé la raison de cette erreur (1). Il a constaté qu'il se produit, comme dans les autres Chénopodiacées, un cambium secondaire extra-libérien, mais que sa formation est très tardive, ce qui explique qu'elle ait échappé aux observateurs précédents.

Nous avons vu, en étudiant la marche des faisceaux, quelle était la structure de la tige jeune du *C. monspeliacum*.

L'accroissement en diamètre se fait d'abord par le fonc-

(1) Volkens, *loc. cit.*, p. 43.

tionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse normale : les formations ligneuses ainsi formées sont constituées par des vaisseaux disposés en files radiales, plongés dans un parenchyme ligneux formé principalement de fibres très résistantes. Chaque faisceau est séparé de son voisin par un rayon médullaire étroit n'ayant qu'une ou deux épaisseurs de cellules. Toute cette région de la tige offre une grande dureté. En dehors du bois, le liber secondaire normal constitue un cercle à peu près continu (fig. 19).

Extérieurement au liber, se trouvent des fibres péricycliques qui s'isolent en îlots durant l'accroissement en diamètre. Pour suivre cet accroissement, le parenchyme cortical et l'endoderme multiplient leurs cellules par des cloisonnements désordonnés, car l'assise subéro-phellodermique s'établit dans la couche sous-épidermique, et laisse persister le parenchyme cortical.

Durant les deux ou trois premières années, la tige s'accroît ainsi d'une manière normale.

Vers la troisième année de végétation, l'assise libéro-ligneuse cesse de fonctionner sur tout son pourtour. Il s'établit alors, extérieurement au liber, et entre ce dernier et les fibres péricycliques, un nouveau cercle générateur complètement indépendant du précédent. Son fonctionnement donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux séparés par des rayons médullaires parenchymateux et très larges qui s'arrêtent aux formations normales (fig. 19).

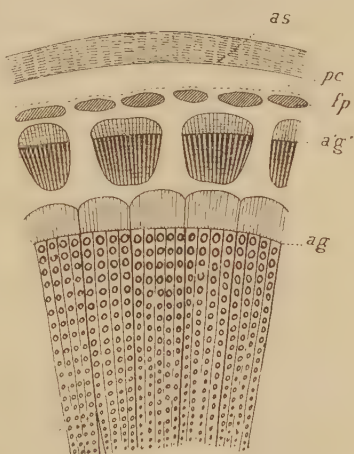


Fig. 19. — *Camphorosma monspeliacum* L. — Section transversale d'une tige âgée. — *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse normale; *a'g'*, assise génératrice anormale; *fp*, fibres péricycliques; *pc*, parenchyme cortical; *as*, assise subéro-phellodermique.

Plus tard, de nouveaux cercles s'établissent, indépendants les uns des autres, comme M. Van Tieghem le décrit dans son *Traité de Botanique* (1), de telle sorte que la structure de la tige est analogue à celle de la racine de la même plante.

Il en est de même dans le genre *Kochia* (*K. prostrata* Schrad., *K. arenaria* Roth).

M. Gheorghieff s'est étendu longuement sur la tige des plantes de ce genre, et les figures schématiques qu'il donne à ce sujet en montrent bien la structure.

RÉSUMÉ DE LA SECONDE PARTIE

La *course longitudinale* des faisceaux primaires présente deux dispositions :

Dans un premier cas, les faisceaux restent toujours *sensiblement à la même distance* de l'axe de la tige, et leur marche est à peu près rectiligne. Les faisceaux foliaires persistent alors peu de temps dans le cylindre central, et se rendent directement dans les feuilles auxquelles ils sont destinés.

Dans un second cas, les faisceaux *s'éloignent et se rapprochent* alternativement de l'axe, de sorte que leur marche est très *sinueuse*. Les faisceaux foliaires persistent alors durant plusieurs entrenœuds dans le cylindre central avant de passer dans les feuilles, et marchent parallèlement aux faisceaux caulinaires dont ils proviennent. Sur une coupe transversale, un certain nombre de faisceaux se trouvent toujours *internes et déviés obliquement* par rapport aux autres.

L'*accroissement* en diamètre de la tige se produit par des formations libéro-ligneuses normales et par des formations péricycliques, comme l'ont indiqué MM. Morot et Hérail. Le plus fréquemment, c'est le méristème primitif qui fonc-

(1) Van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 1898, p. 221.

tionne irrégulièrement. Il se déplace vers la périphérie en s'unissant à des arcs péricycliques formés à l'extérieur des faisceaux libéro-ligneux déjà constitués, et devient ensuite entièrement péricyclique (*Obione, Salicornia, Beta, Chenopodium*, etc.).

Très rarement il se produit des méristèmes indépendants les uns des autres, formant des cercles successifs de plus en plus extérieurs, et ne commençant à s'établir que tardivement (*Kochia, Camphorosma*).

La zone d'accroissement, que l'on considère une région d'origine normale ou une région d'origine péricyclique, fonctionne en *donnant des éléments de même nature* : elle produit par son bord interne un parenchyme abondant et des faisceaux ligneux ; et, par son bord externe, des massifs libériens vis-à-vis des faisceaux ligneux, avec très peu, ou souvent pas du tout, de cellules parenchymateuses entre les îlots libériens.

Lorsque la marche des faisceaux primaires est *rectiligne*, les arcs qui s'établissent à l'extérieur des massifs libériens sont *symétriques par rapport à l'axe* des faisceaux ; ils s'étendent également de part et d'autre, et arrivent à recouvrir simultanément les deux bords, pour se réunir au méristème interfasciculaire.

Lorsque la marche des faisceaux primaires est *ondulée*, ces faisceaux étant souvent déviés obliquement, les arcs qui s'établissent à l'extérieur des massifs libériens *ne sont pas symétriques par rapport* à l'axe du faisceau ; ils prennent naissance vers le méristème interfasciculaire, contre le bord le plus interne du liber, et débordent latéralement à l'extérieur du faisceau pour atteindre définitivement l'autre côté, produisant de la sorte une véritable boucle dans l'assise génératrice.

TROISIÈME PARTIE

PASSAGE DE LA RACINE A LA TIGE

L'union de la racine à la tige se fait par une région que l'on connaît sous le nom d'*axe hypocotylé*.

Cet axe comprend deux parties. En effet, dans le haut, la structure est analogue à celle de la *tige*, les faisceaux ligneux sont centrifuges, superposés au bord interne des faisceaux libériens, formant avec eux des faisceaux libéro-ligneux; dans le bas, la structure du cylindre central correspond à celle de la *racine*, les faisceaux ligneux sont centripètes, libres et alternes côte à côte avec les faisceaux libériens.

M. Van Tieghem (1) dit à ce sujet: « L'hypocotyle comprend toute la région de l'embryon située entre le nœud cotylédonaire, au-dessus duquel se trouve la gemmule, et le premier cloisonnement tangentiel de l'épiderme, au-dessous duquel s'étend la racine. L'hypocotyle présente donc deux parties: en haut, c'est la base de la tige, que, suivant l'usage, nous nommerons la *tigelle*; en bas, c'est la base à épiderme simple de la racine, que nous désignerons sous le nom de *rhizelle*. La rhizelle et la racine composent la racine, comme la tigelle et la gemmule constituent la tige. »

On sait (2) que parfois la structure de la tige n'est établie qu'au delà des cotylédons (*Vicia sativa*, *Errum Lens*, etc.).

(1) Van Tieghem, *L'axe hypocotylé chez les Phanérogames* (Journ. de Bot., 1891, p. 426).

(2) Goldsmith, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte Fibrovasalmassen in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen* (Zurich, 1876. Thèse inaugurale), et Gérard, *loc. cit.*, p. 75.

Comme cette disposition ne se présente pas dans la famille qui nous occupe, je puis appliquer aux deux parties de l'axe hypocotylé, telles qu'elles sont définies précédemment, les termes de *région rhizellaire* et de *région caulinaire* (1).

La région rhizellaire s'étend donc à la base de l'axe hypocotylé, depuis le premier dédoublement tangentiel de l'épiderme dans l'embryon, jusqu'au point de division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux primaires de la racine; la région caulinaire de cet axe s'étend depuis la limite supérieure de la partie rhizellaire jusqu'au niveau de l'insertion des cotylédons.

La famille des Chénopodiacées présente les trois cas que M. Van Tieghem a constatés en étudiant l'axe hypocotylé :

1° L'allongement de l'axe *porte seulement sur sa région caulinaire*, c'est-à-dire que la rhizelle reste très courte, et qu'alors, presque dès la base, la structure tige commence à s'établir (*Atriplex*, *Salsola*, *Corispermum*).

2° L'allongement de l'hypocotyle *porte sur la région rhizellaire et sur la région caulinaire*, de telle sorte que, lorsque l'accroissement est terminé, le passage de la structure racine à la structure tige commence vers le milieu de l'axe (*Chenopodium*, *Blitum*, *Kochia*).

3° L'allongement *porte seulement sur la région rhizellaire*, la *région caulinaire* reste alors très réduite. Dans les genres *Salicornia*, *Roubiera*, *Spinacia*, la rhizelle occupe plus des deux tiers de la longueur de l'axe hypocotylé, les faisceaux de la racine ne commencent à se modifier dans leur disposition que vers le tiers supérieur de cet axe. Mais le genre *Beta* est particulièrement bien caractérisé à ce point de vue, car on sait que la structure de la racine persiste dans ce genre presque jusqu'à l'insertion des cotylédons (2).

Je diviserai cette étude en deux chapitres, correspondant

(1) J'emploie à dessein le mot « *région caulinaire* » pour éviter toute confusion entre les diverses acceptions du mot *tigelle*.

(2) Decaisne, *C. R. Acad. des sc.*, 1838, et Van Tieghem, *Sym. de struct. des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 5^e série, t. XIII, 1870).

aux deux cas extrêmes que je viens de signaler. Je n'insisterai pas sur le cas intermédiaire, qui ne présente rien de particulier.

CHAPITRE PREMIER

L'AXE HYPOCOTYLÉ S'ALLONGE SURTOUT DANS SA RÉGION CAULINAIRE.

GENRE *ATRIPLEX*. — Je prendrai particulièrement comme exemple l'*A. hastata*. Dès la base de l'axe hypocotylé, la structure de la racine se modifie ; par suite, les changements successifs se font sur une région étendue et sont faciles à suivre.

Lorsque l'axe hypocotylé termine son accroissement en longueur, la jeune plante possède déjà une première paire de feuilles bien développées au-dessus des cotylédons. La région hypocotylée, à ce moment, présente environ 4 centimètres de longueur. L'ensemble de la plante est représenté par la fig. 1 (Pl. IX).

Suivons d'abord la marche des faisceaux primaires, libériens et ligneux :

Dans toute la région inférieure de l'axe, entre les niveaux P_1 et P_2 (Pl. IX, fig. 1), la structure de la racine persiste sans modification. Mais vers le niveau P_2 chacun des massifs libériens primaires s'allonge tangentiellement et se divise. Il en est de même des faisceaux ligneux, qui se fractionnent en quatre branches. La partie interne de chacune de ces branches vient s'appliquer contre une région libérienne, de telle sorte que, dès ce niveau, quatre faisceaux libéro-ligneux sont constitués : ce sont les quatre faisceaux caulinaires que nous avons désignés par les numéros 1, 3, 4, 6, dans l'étude de la tige (fig. 4 et 7, Pl. IX, et fig. 16).

Ces faisceaux marchent d'abord parallèlement, puis se divisent vers le niveau P_3 (Pl. IX, fig. 5).

Des coupes en séries pratiquées vers ce point montrent

en effet que chaque faisceau caulinaire émet successivement une branche à sa gauche et une à sa droite: le faisceau 1, par exemple, émet les branches 2 et c_1 , le faisceau 3 les branches 2' et c_1' (Pl. IX, fig. 5), en sorte que la coupe transversale vers le niveau P_3 possède douze faisceaux. Les faisceaux c_1 et c_1' de même que c_2 et c_2' , iront dans les cotylédons C_1 et C_2 , les huit autres 1, 2, 2', 3, 4, 5, 5', 6 constituent le système vasculaire de la tige, et se comportent comme nous l'avons vu précédemment (fig. 16).

Étudions maintenant l'accroissement en diamètre de l'axe hypocotylé en examinant des échantillons de plus en plus âgés.

Le péricycle se cloisonne de bonne heure et donne, au dos de chacun des massifs libériens primaires, quelques fibres péricycliques qui constituent deux massifs dans la racine, et quatre dans l'axe hypocotylé, lorsque les faisceaux libéroligneux sont formés (*fp*, Pl. IX, fig. 3).

La région rhizellaire de l'axe s'accroît en diamètre comme la racine, d'après le mode que nous avons indiqué précédemment, tout en ne présentant pas néanmoins l'asymétrie de structure de la racine.

Dans la région caulinaire, des modifications se produisent. En effet, le cylindre central comprend quatre massifs libéroligneux: deux d'entre eux sont destinés à passer dans les cotylédons, et comprennent l'un les faisceaux c_1 et c_2 , l'autre les faisceaux c_1' et c_2' . Les deux autres, intermédiaires, sont les faisceaux de la tige.

Ils ne se comportent pas, les uns et les autres, de la même manière. Les arcs N_3 et N_4 qui se développent dans le péricycle, chacun dans l'intervalle des faisceaux, c_1 et c_2 d'un côté, c_1' et c_2' de l'autre, prennent de moins en moins de développement quand on gagne vers les cotylédons, et même n'apparaissent pas du tout dans ces derniers.

Les arcs A_1 et A_2 , situés chacun respectivement entre les faisceaux c_1 et c_1' , de même que entre c_2 et c_2' , continuent,

comme dans la racine, à s'établir de très bonne heure dans l'axe hypocotylé tant que les faisceaux destinés à la tige ne sont pas formés (Pl. IX, fig. 3). Ils prennent naissance chacun en un seul point situé vers le milieu de l'intervalle laissé par les faisceaux cotylédonaire. Mais plus haut dans l'axe, en P_3 et en P_4 (Pl. IX, fig. 4-7), ils se produisent extérieurement aux faisceaux 2, 2', 5, 5', destinés à la tige. Au lieu de débiter en un seul point ils présentent alors chacun trois centres de développement, en sorte que chacun des arcs A_1 et A_2 se trouve divisé de la même manière. Plus haut, de nouvelles divisions se produisent, et vers l'insertion des cotylédons, les arcs A_1 et A_2 , très étendus tangentiellement à l'extérieur des faisceaux de la tige, envahissent tout l'intervalle laissé par les faisceaux cotylédonaire. Ces arcs ne tardent pas à se développer au delà des cotylédons, et, par suite, ce sont eux qui constituent le début des formations péricycliques dans la tige.

J'ai cherché à figurer d'une manière schématique la marche des faisceaux dans l'axe hypocotylé (Pl. IX, fig. 7), en représentant, aux différents niveaux, le début des formations péricycliques. Ce schéma ne saurait être absolument conforme à la réalité, puisque les formations sont déjà très développées vers le bas de l'axe, alors qu'elles ne font que commencer à s'établir vers le haut. Au dessous de P_1 se rencontre la structure de la racine avec les deux faisceaux ligneux primaires f/b , f/b' et les deux faisceaux libériens f/l , f/l' . Par leur dédoublement, les quatre faisceaux libéro-ligneux 1, 3, 4, 6 sont formés (P_2). Ils émettent vers le haut de l'axe, en P_3 , successivement les faisceaux 2 et 2' ainsi que 5 et 5' destinés aux premières feuilles, et les faisceaux c_1 , c_1' , c_2 , c_2' destinés aux cotylédons.

Les arcs d'origine péricyclique A_1 et A_2 dans la racine, se divisent, d'abord en trois branches vers le niveau P_3 , puis en un plus grand nombre vers P_4 , pour se joindre finalement aux formations péricycliques de la tige. Au contraire, les arcs N_3 et N_4 diminuent d'importance à mesure que l'on

s'élève dans l'axe vers les cotylédons, dans l'intérieur desquels ils ne se produisent pas.

Le passage de la racine à la tige a déjà été étudié par M. Gérard (1) chez l'*A. hastata*, dans son travail sur l'union de la racine à la tige. J'ai choisi néanmoins cet exemple, chez lequel j'ai étudié précédemment la structure de la racine et celle de la tige, afin de préciser l'union qui existe entre les faisceaux cotylédonaire et foliaires, et afin de suivre, dans cet axe, le développement des formations péricycliques.

Postérieurement au travail de M. Gérard, la question a été reprise chez l'*A. hortensis*, par M. Dangeard (2). Je ne puis être de l'avis de ce savant quand il dit : « les faisceaux foliaires ne viennent pas s'anastomoser avec les faisceaux cotylédonaire, et il est impossible d'admettre une transformation des faisceaux ligneux de la racine en faisceaux de la tige, en l'expliquant par une rotation de 180° de ces faisceaux ».

La structure chez l'*A. hortensis* est tout à fait analogue à celle que je viens d'étudier en détail, et chez laquelle j'ai précisé les relations entre les différents appareils vasculaires. Je me suis étendu assez longuement sur cette structure pour ne pas y revenir ici.

Chez les autres espèces d'*Atriplex* (*A. crassifolia*, *A. hortensis*, *A. nitens*, *A. rosea*, etc.) le passage de la racine à la tige s'effectue de la même manière, la structure de la racine se modifiant dès la base de l'axe hypocotylé.

SALSOLA KALI L. — La rhizelle occupe environ le tiers inférieur de l'axe. Dans cette région l'accroissement se fait comme dans la racine. Chez cette espèce, qui appartient au groupe des Spirolobées, l'asymétrie de structure de la racine se manifeste dans la rhizelle : les formations libéro-ligneuses y

(1) Gérard, *Passage de la racine à la tige* (Ann. Sc. nat. Bot., 1881, p. 116).

(2) Dangeard, *Recherches sur le mode d'union de la tige à la racine*. (Le Botaniste, 1889).

affectent une disposition spiralée. Au contraire nous avons vu que, dans le genre *Atriplex*, qui appartient au groupe des Cyclobées, l'apparence spiralée, quand elle existe dans la racine, ne se manifeste plus dans la rhizelle. Cette disposition concorde avec ce que nous avons constaté pour la position de l'embryon dans la graine. La compression exercée par les cotylédons n'est pas en effet limitée, chez les Spirolobées, à l'extrémité de la radicule, comme chez les Cyclobées ; elle se produit également sur toute la région hypocotylée.

Suivons sur des échantillons très jeunes (Pl. X, fig. 1) la marche des faisceaux normaux dans l'axe hypocotylé, en laissant pour le moment de côté les formations postérieures ; nous verrons ensuite comment se produit l'accroissement en diamètre aux différents niveaux de l'axe.

Les faisceaux libériens et ligneux primaires se dédoublent et les différentes parties se rapprochent deux à deux pour former, comme dans le cas précédent, les quatre faisceaux libéro-ligneux que nous avons désignés précédemment par les notations 1, 3, 4, 6. Cet état ne persiste pas, car les faisceaux cotylédonaires prennent immédiatement naissance, en même temps que les faisceaux 1 et 3 d'une part, 4 et 6 de l'autre, s'unissent deux à deux (Pl. X, fig. 1-2).

Remarquons que cette union des faisceaux caulinaires est analogue à ce que nous avons constaté dans la tige, en étudiant la marche des faisceaux chez le *S. Soda* (fig. 11-12).

Vers le haut de l'axe hypocotylé, un peu au-dessous de l'insertion des cotylédons, les deux massifs vasculaires se divisent chacun en trois branches, ce qui constitue les six faisceaux de la tige (Pl. X, fig. 3) dont nous connaissons la course longitudinale (*S. Soda*, fig. 12).

L'accroissement en diamètre se produit dans la rhizelle de la même manière que dans la racine. Néanmoins l'asymétrie de structure se manifeste un peu différemment. Reprenons, en effet, les désignations que nous avons adoptées en étudiant la racine du *S. Kali* et comparons la disposition

représentée par la figure 4 à ce que nous trouvons ici (Pl. X, fig. 5).

Nous voyons que, dans la rhizelle, l'arc N_3 , tout en restant en relation avec l'arc N_1 , s'éloigne par son autre extrémité de l'arc N_2 et vient sur le prolongement de A_2 . Dans la racine, au contraire, les trois arcs N_1 , N_3 et N_2 restaient sur le prolongement les uns des autres (fig. 4). Il en résulte que, au lieu de constituer une spirale simple comme dans la racine, les formations libéro-ligneuses prennent, dans la rhizelle, la disposition de deux spirales emboîtées l'une dans l'autre et formées, l'une par la suite des arcs N_1 , N_3 , A_2 , A_1 , etc., l'autre par N_2 , N_4 , A_1 , A_3 , A_5 , etc.

A mesure que l'on s'élève dans l'axe hypocotylé, les arcs N_3 et N_1 prennent de moins en moins de développement. Quant aux arcs A_1 et A_2 , ils se fractionnent comme dans le cas précédent, en présentant trois centres de développement dès le niveau P_3 (Pl. X, fig. 4-6), puisque le système vasculaire destiné à la tige est déjà constitué en ce point.

En considérant un même niveau, soit P_2 , sur des échantillons successivement de plus en plus âgés, nous voyons chacun des centres de développement s'étendre tangentiellement, en sorte que, s'unissant les uns aux autres, ils constituent une assise génératrice complète qui entoure tout le cylindre central, ainsi que les arcs N_3 et N_1 , et qui fonctionne comme dans la tige (Pl. X, fig. 2').

Ce sont donc les arcs A_1 et A_2 de la racine qui se joignent, comme dans le cas précédent, aux formations péricycliques de la tige. Les arcs N_3 et N_1 , au contraire, diminuent à mesure que l'on s'élève dans l'axe et n'existent pas du tout au niveau de l'insertion des cotylédons (Pl. X, fig. 6).

Chez les autres espèces du genre *Salsola* (*S. Soda*, *S. vermiculata*) ainsi que chez les *Suaeda*, le passage de la racine à la tige s'effectue de la même manière.

Il en est de même dans les genres *Chenopodium*, *Blitum*, *Roubieva*, chez lesquels la limite de la rhizelle se trouve située vers le milieu de l'axe hypocotylé.

CHAPITRE SECOND

L'AXE HYPOCOTYLÉ S'ALLONGE SURTOUT DANS SA RÉGION
RHIZELLAIRE.

BETA VULGARIS L. — Étudions un échantillon chez lequel
l'axe épycotylé, à peine développé, n'est représenté que

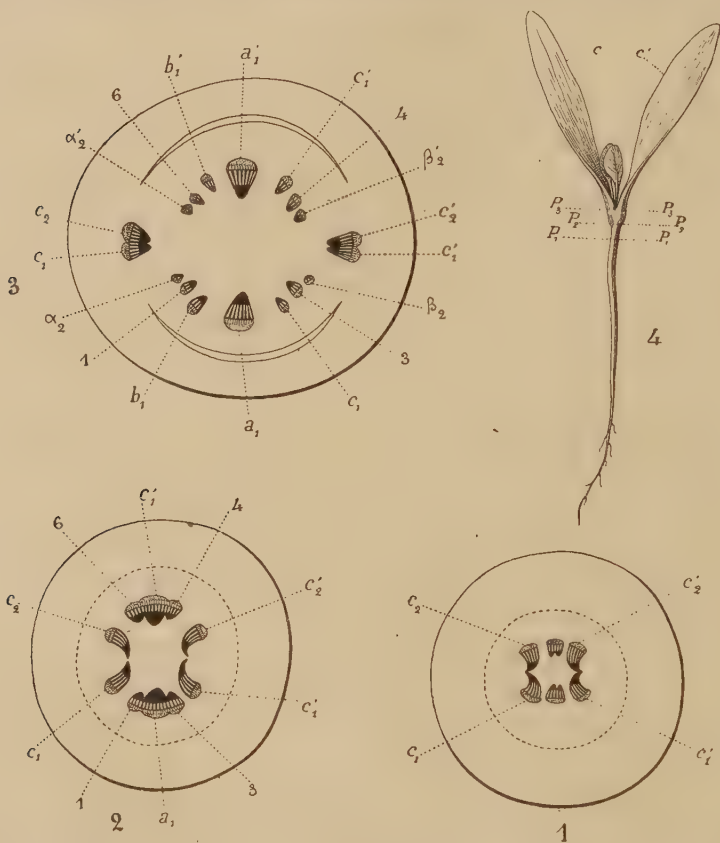


Fig. 20. — *Beta vulgaris* L. — 1, 2, 3, sections transversales correspondant aux niveaux P_1 , P_2 , P_3 de la figure 4; 4, plantule de *B. vulgaris*. — Le cercle en pointillé représente la limite de l'écorce (1).

par de très jeunes feuilles, cet axe n'ayant pas encore

(1) La figure 20, 2 porte, par inadvertance, c_1' à la place de a_1' entre les faisceaux 4 et 6.

atteint son accroissement complet en longueur (fig. 20, 4).

Nous savons, par des travaux antérieurs, que la région à structure caulinnaire est réduite à la partie supérieure de l'axe hypocotylé. C'est en effet vers P_1 que se produit le passage de la structure racine à la structure tige.

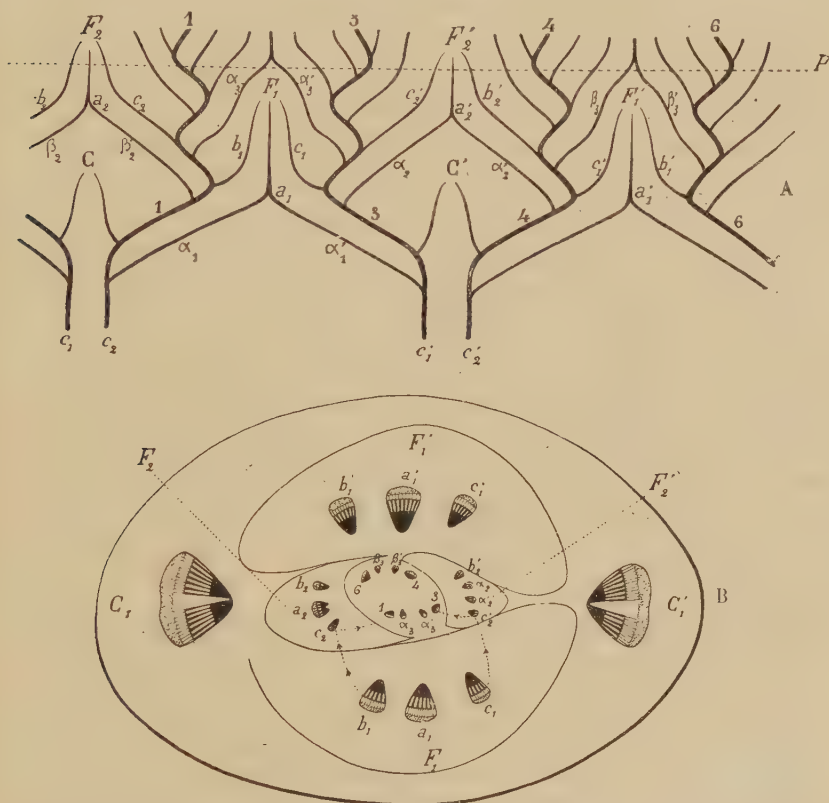


Fig. 21. — *Beta vulgaris* L. — A, course des faisceaux vers le niveau de l'insertion des cotylédons C_1 , C'_1 , et un peu au-dessus de cette insertion, chez une jeune plantule; B, section transversale schématique faite au niveau P de la figure A. — Mêmes lettres que dans la figure 20.

Immédiatement au-dessus du point de division des faisceaux libériens et ligneux de la racine, le cylindre central (fig. 20, 1), présente six massifs vasculaires formés par les quatre faisceaux cotylédonaire et par les faisceaux de la tige. Les faisceaux cotylédonaire s'inclinent brusquement

pour passer dans les cotylédons, c_1 et c_2 se rapprochant l'un de l'autre, de même que c_1' et c_2' . Les faisceaux de la tige s'étendent tangentiellement et se fractionnent chacun en trois branches qui constituent les faisceaux caulinaires 1, 3, 4, 6 et les faisceaux a_1 et a_1' , destinés aux feuilles F_1 et F_1' (fig. 20, 2).

La marche des faisceaux primaires est donc analogue à ce que nous avons vu dans les exemples précédents, mais elle est plus difficile à suivre parce que les divisions se produisent sur une très faible étendue de l'axe.

Au niveau de la sortie des cotylédons, des modifications surviennent ; en effet, les faisceaux caulinaires 1, 3, 4, 6 émettent de suite plusieurs branches. C'est ainsi que le faisceau 1 (fig. 20, 3) émet, pour la feuille F_1 , la branche b_1 du côté de a_1 , et, pour la feuille F_2 , la branche a_2 du côté opposé. Les faisceaux 3, 4 et 6 se comportent de même.

Ces divisions se produisant très rapidement, il en résulte que, vers ce même niveau, c'est-à-dire vers l'insertion des cotylédons, lorsque la plante est un peu plus développée et possède déjà six feuilles, nous avons la disposition figurée par le schéma voisin (fig. 21, B) qui met en évidence les divers groupes de faisceaux destinés respectivement aux cotylédons et aux feuilles suivantes.

J'ai cherché aussi à représenter la course longitudinale des faisceaux, en les supposant ramenés sur un même cylindre qui serait ensuite déroulé sur un plan (fig. 21, A). Cette figure, toute schématique, peut s'interpréter facilement, grâce à la section transversale voisine.

L'accroissement en diamètre, dans la région rhizellaire, se produit de la même manière que dans la racine. Il en est de même sur toute la longueur de l'axe hypocotylé, tant que les faisceaux foliaires ne sont pas constitués ; mais vers le niveau correspondant aux schémas 2 et 3 (fig. 20), le premier cercle d'origine péricyclique se fractionne en arcs disposés à l'extérieur des faisceaux foliaires ; les formations postérieures s'établissent de même en constituant des arcs successifs comme dans la tige.

Le changement dans le mode d'accroissement de la racine et de la tige débute donc uniquement dans le haut de l'axe hypocotylé, très près de l'insertion des cotylédons. Dans le pétiole de ces derniers, des formations péricycliques apparaissent, mais se produisent très tardivement : elles se manifestent seulement par quelques cloisonnements tangentiels

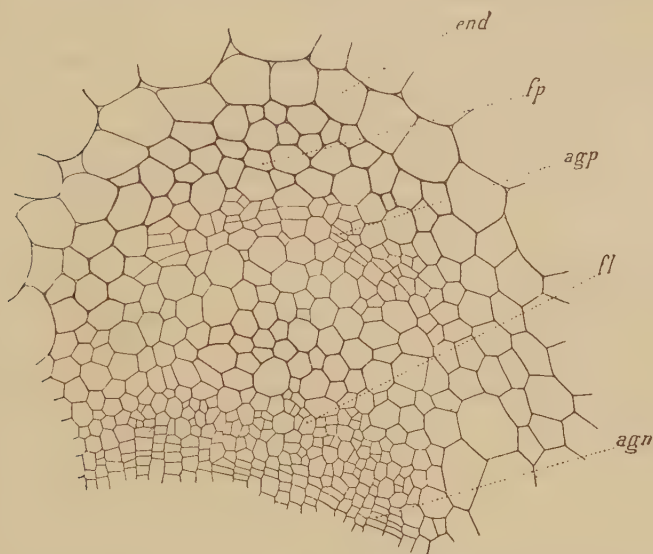


Fig. 22. — Région péricyclique extérieure à un faisceau libéro-ligneux dans un pétiole du *B. vulgaris*, montrant le début des formations anormales; *end*, endoderme; *fp*, fibres péricycliques; *agp*, assise génératrice péricyclique; *agn*, assise génératrice normale; *fl*, faisceau libérien.. — Gr. = 285 d.

qui prennent peu de développement. Il en est de même dans les feuilles, contrairement à ce que nous avons vu dans les exemples précédents (*Atriplex*, *Salsola*) chez lesquels ces formations ne prennent pas naissance. Dans la Betterave cultivée les feuilles qui se produisent durant la première année prennent un grand développement et possèdent, à la fin de leur croissance, des arcs générateurs péricycliques établis au dos des massifs vasculaires (fig. 22).

RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE

Le passage de la structure de la racine à celle de la tige s'effectue chez les Chenopodiacées en des points très différents de l'axe hypocotylé.

Dans les genres *Atriplex*, *Salsola*, *Suaeda*, le passage se produit dans la région inférieure de cet axe ; au contraire, dans les genres *Beta*, *Spinacia*, il ne s'effectue que légèrement au-dessous de l'insertion des cotylédons. Les genres *Chenopodium*, *Blitum* offrent des cas intermédiaires.

Les *faisceaux normaux de la racine* se transforment par division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux primaires, et par rotation de ces derniers, de manière à former des faisceaux libéro-ligneux radiaux au nombre de quatre, qui sont les *faisceaux caulinaires* de la tige.

Les *faisceaux cotylédonaire*s prennent naissance sur les faisceaux caulinaires en des points qui varient suivant les genres : chez les *Atriplex*, *Blitum*, *Beta*, ils prennent naissance seulement dans le haut de l'axe ; chez les *Salsola*, *Suaeda*, ils apparaissent dès la base.

L'*accroissement en diamètre* par les formations péricycliques se produit comme dans la racine, tant que les faisceaux libéro-ligneux ainsi que les faisceaux destinés aux deux premières feuilles ne sont pas constitués. Mais quand ceux-ci sont formés, des différences se produisent entre les arcs péricycliques compris à l'extérieur des faisceaux destinés aux cotylédons, et ceux qui sont extérieurs au système vasculaire destiné à la tige.

Les premiers, en effet, prennent de moins en moins de développement à mesure que l'on s'approche des cotylédons, et, dans le pétiole de ceux-ci, ils ne se développent pas. J'ai montré qu'il y a une exception pour le genre *Beta*, qui présente dans les pétioles des cotylédons et des premières

feuilles un commencement d'arcs générateurs d'origine péricyclique.

Les seconds, au lieu de ne présenter au début de leur formation qu'un seul centre de développement, comme dans la racine, en présentent d'abord trois, puis davantage dans le haut de l'axe. Ils se fractionnent donc en plusieurs branches qui se continuent au-dessus des cotylédons et se joignent aux formations correspondantes de la tige.

L'*asymétrie de structure*, que j'ai constatée dans la racine, existe parfois encore dans la rhizelle (chez les Spirolobées), mais ne se manifeste plus dès que les faisceaux libéro-ligneux destinés à la tige sont formés.

CONCLUSIONS

L'ensemble de ces recherches m'a conduit à des résultats que j'ai déjà consignés dans les résumés placés à la fin de chaque partie. Je rappellerai ici les principales conclusions que je puis déduire de ce travail :

En faisant l'étude de la racine, j'ai été amené à distinguer dans les formations libéro-ligneuses deux dispositions différentes : tantôt *la structure est symétrique*, tantôt *elle est asymétrique*.

L'asymétrie de structure consiste en ce que, dès le début des formations primaires, les deux massifs libériens se développent inégalement de part et d'autre de la lame vasculaire primaire. En outre, les deux faisceaux ligneux qui constituent cette lame vasculaire, au lieu d'être exactement dans le prolongement l'un de l'autre, se trouvent un peu courbés autour du massif libérien le plus petit.

Cette asymétrie se développe durant les formations secondaires normales, puis durant les formations péricycliques ; elle donne en coupe transversale à l'ensemble des formations libéro-ligneuses une apparence spiralée toute particulière.

Une division des Chénopodiacées établie sur ce caractère m'a conduit à ne ranger, dans une première section, que des plantes appartenant au groupe des Cyclolobées. Dans une seconde section se trouvent des plantes appartenant au groupe des Cyclolobées et à celui des Spirolobées.

Il existe donc, à ce point de vue, un caractère qui divise les Cyclolobées en deux sections. C'est l'étude de la racine primaire, puis celle de la radicule dans l'embryon, qui m'ont amené à constater que, *dans tous les cas où, dans*

l'embryon, la racine ne se trouve pas en contact avec les cotylédons, la structure ultérieure de la racine est symétrique. Dans les cas contraires, la structure est asymétrique.

Je puis résumer ces dispositions par le tableau suivant :

Radicule se développant librement dans la graine.....	{ La structure de la racine est symétrique.....	} <i>Cyclolobées.</i>
Radicule née durant son développement dans la graine.....	{ La structure de la racine est asymétrique. Les formations libéro-ligneuses prennent une disposition spiralee.....	

Cette concordance entre la position de l'embryon dans la graine et la structure ultérieure de la racine est intéressante à un autre point de vue : elle montre *l'importance que peut prendre, durant tout le développement de la plante, une action qui reste limitée à une période de temps relativement très courte.*

Moquin-Tandon avait déjà remarqué que chez les diverses espèces des genres *Salicornia*, *Chenopodium*, etc., l'embryon est parfois annulaire, parfois presque annulaire. Chez certaines Chénopodiacées (*Salsola*, *Haloxylon*), de Bary avait signalé une structure spiralee dans les formations libéro-ligneuses. Mais la relation de cause à effet entre ces deux particularités n'avait pas encore été mise en évidence.

Une division basée sur ce caractère ne peut pas être utilisée comme caractère générique, mais bien comme caractère spécifique. En effet, cette différence de structure sépare souvent les espèces d'un même genre : il en est ainsi pour les genres *Atriplex*, *Salicornia*, *Chenopodium*. Ce caractère peut donc permettre de distinguer, dans un même genre, des espèces quelquefois insuffisamment caractérisées par les organes extérieurs.

L'accroissement de la racine, de même que celui de la tige, se produit, comme on le sait, par la production de

formations secondaires anormales, d'origine péricyclique, qui succèdent aux formations secondaires normales. Il existe à ce point de vue chez les Chénopodiacées des dispositions très différentes :

Parfois l'accroissement en diamètre se produit par une assise génératrice qui s'éloigne de l'axe d'une manière inégale en ses différents points, cessant de fonctionner en certaines places, tout en demeurant active sur le reste de son pourtour. L'assise génératrice normale s'unit alors à des arcs péricycliques très réduits : elle devient en partie normale, en partie péricyclique, puis entièrement péricyclique.

Parfois l'accroissement en diamètre se produit par des assises génératrices successives et indépendantes les unes des autres, constituant des cercles générateurs concentriques.

Dans la racine, c'est ordinairement cette dernière disposition que l'on rencontre (*Beta*, *Blitum*, *Kochia*, etc.).

Dans la tige, au contraire, cette structure est rare ; et, quand elle se produit, les cercles anormaux s'établissent très tardivement (*Camphorosma*). Le plus souvent, l'accroissement se produit par des arcs générateurs de plus en plus extérieurs, se reliant les uns aux autres par l'intermédiaire de l'assise génératrice normale (*Obione*, *Salicornia*).

De là, il résulte forcément que, chez un certain nombre de plantes de cette famille, la racine s'accroît par des cercles générateurs, alors que la tige de la même espèce ne présente que des arcs plus ou moins étendus tangentiellement. C'est ce qui se produit chez les genres *Beta*, *Spinacia*, *Blitum*, ainsi que chez quelques *Chenopodium* (*C. murale*, *C. rubrum*, *C. Bonus-Henricus*, etc.).

On a donc, chez ces plantes, un curieux exemple de formations secondaires se produisant par un mécanisme différent dans la tige et dans la racine de la même espèce.

En outre, chez certaines espèces telles que le *Beta trigyna*, les *Spinacia* (*S. oleracea*, *S. spinosa*, etc.), les formations péricycliques s'établissent de très bonne heure dans la racine. Au contraire, dans la tige, elles se produisent

très tardivement, parfois même n'arrivent pas à se former durant la période de végétation trop courte chez ces plantes annuelles : l'accroissement se poursuit très longtemps par des formations secondaires normales. Pour certaines espèces, *il n'y a donc pas synchronisme entre l'établissement des formations anormales dans la racine et dans la tige.*

En étudiant la marche des faisceaux dans la tige, j'ai montré que leur *course longitudinale est tantôt rectiligne, tantôt ondulée.*

Dans le premier cas, il existe des dispositions diverses, successivement de plus en plus compliquées chez les *Salicornia*, *Salsola*, *Obione*.

Dans le second cas, on trouve aussi des dispositions variées, beaucoup plus complexes que les précédentes, mais qui, néanmoins, s'en rapprochent à certains égards. J'ai étudié à ce point de vue le genre *Atriplex* et surtout le genre *Beta*, dans lequel la marche des faisceaux primaires se complique par suite du grand nombre de feuilles se développant durant la première année.

Le *passage de la structure racine à la structure tige* s'effectue en des points très différents de l'axe hypocotylé : tantôt près de l'insertion des cotylédons (*Beta*, *Spinacia*, *Salicornia*), tantôt vers le milieu (*Chenopodium*, *Blitum*), parfois même tout à fait à la base (*Atriplex*, *Salsola*, *Sueda*).

La division des faisceaux de la racine et la rotation des faisceaux ligneux ayant pour but de constituer les faisceaux de la tige, s'effectuent d'une manière analogue dans les différents cas ; seule, la région de l'axe hypocotylé, où ces modifications prennent naissance, est très variable, suivant les genres, dans la feuille que j'étudie.

En suivant, aux différents niveaux de l'axe hypocotylé, le début des formations péricycliques, j'ai montré que les arcs extérieurs aux massifs libériens primaires de la racine, se fractionnent dans la région supérieure de l'axe hypocotylé

en un grand nombre de branches qui viennent s'unir aux formations péricycliques de la tige. Ce sont donc ces deux arcs extérieurs aux massifs libériens primaires de la racine qui correspondent aux premiers arcs péricycliques de la tige.

Ce travail a été fait dans les laboratoires de la Sorbonne et de l'Institut national agronomique. Les cultures ont été exécutées au Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, où j'ai séjourné pendant plusieurs mois.

C'est avec un vif sentiment de reconnaissance que j'adresse à M. Gaston Bonnier, professeur à la Sorbonne, et à M. Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, mes plus vifs remerciements pour les précieux conseils et les nombreux encouragements qu'ils n'ont cessé de me prodiguer durant le cours de ces recherches.

Qu'il me soit permis aussi de remercier MM. Granel et Flahault, professeurs à l'Université de Montpellier, et M. Poisson, assistant au Muséum, auxquels j'ai eu souvent recours, ainsi que tous ceux qui ont bien voulu me procurer des échantillons et des graines.

FIGURES DANS LE TEXTE

- Fig. 1. — *Salicornia macrostachya* Moric. Section transversale d'une racine âgée.
- Fig. 2. — *Atriplex crassifolia* Moq. Section transversale de la racine âgée.
- Fig. 3. — *Chenopodium murale* L. Section transversale de la racine.
- Fig. 4. — *Salsola Kali* L. Section transversale de la racine montrant la disposition spiralée des formations libéro-ligneuses.
- Fig. 5. — Sections longitudinales médianes dans différentes graines.
- Fig. 6. — Sections longitudinales médianes dans différentes graines.
- Fig. 7. — Course des faisceaux dans le *Salicornia herbacea* L.
- Fig. 8. — Course des faisceaux dans le *Haloxylon articulatum* Cav.
- Fig. 9. — *Camphorosma monspeliacum* L. Section transversale de tigejeune.
- Fig. 10. — *C. monspeliacum* L. Course des faisceaux dans la tige.
- Fig. 11. — Sections transversales de la tige de *Salsola Soda* L. à différents niveaux.
- Fig. 12. — Course des faisceaux dans le *Salsola Soda* L.
- Fig. 13. — *Obione portulacoides* Moq. Sections transversales à différents niveaux dans la tige.
- Fig. 14. — *O. portulacoides*. Course des faisceaux.
- Fig. 15. — *Atriplex hastata* L. Sections transversales dans la tige.
- Fig. 16. — *A. hastata*. Course des faisceaux.
- Fig. 17. — *Beta cycla* L. Section transversale de la tige.
- Fig. 18. — *B. cycla* L. Course des faisceaux.
- Fig. 19. — *Camphorosma monspeliacum* L. Structure de la tige âgée.
- Fig. 20. — *Beta vulgaris* L. Sections transversales dans l'axe hypocotylé.
- Fig. 21. — *B. vulgaris* L. A, marche des faisceaux dans le haut du collet; B, section transversale au niveau de l'insertion des cotylédons.
- Fig. 22. — Région péricyclique extérieure à un faisceau libéro-ligneux dans un pétiole de *B. vulgaris*, montrant le début des formations anormales.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes. — *ap*, assise pilifère; *c*, coiffe; *pc*, parenchyme cortical; *tp*, tissu en palissade; *end*, endoderme; *p*, péricycle; *fp*, fibres péricycliques; *ph*, phelloderme; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau ligneux primaire; *pl*, parenchyme ligneux; *ls*, liber secondaire; *fl*, faisceau libérien; *fb*, faisceau ligneux; *tp*, tissu palissadique.

PLANCHE V

Fig. 1. — Structure primaire de la racine de l'*Atriplex crassifolia*. Les deux massifs libériens *flp* sont également développés, ainsi que les deux massifs de bois *fbp*. — Gr. = 500.

Fig. 2. — Structure secondaire de la racine de l'*A. crassifolia*. — Gr. = 250 d.

Fig. 3. — Fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans le *Salicornia macrostachya* (Portion de la fig. 1 du texte plus grossie). — Gr. = 500 d.

Fig. 4. — Fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans l'*Obione portulacoides*. — Gr. = 500 d.

PLANCHE VI

Fig. 1-2. — Structure de la racine dans l'*Atriplex hastata*. — 1. Dès le début des formations primaires les deux massifs libériens *flp*, *fl'p* ont un développement inégal. — Gr. = 500 d. — 2. L'asymétrie de structure de la racine est plus accentuée que dans la figure précédente. — Gr. = 150 d.

Fig. 3. — Structure primaire de la racine du *Salicornia herbacea*. — Gr. = 300 d.

Fig. 4. — Structure de la tige du *Salicornia herbacea*. — Gr. = 130 d.

Fig. 5. — *Salicornia herbacea*. Aspect général de la plante jeune.

PLANCHE VII

Fig. 1-4. — Différents états du développement de la racine dans le *Salsola Kali*. — *flp*, faisceau libérien primaire; *fbp*, faisceau de bois primaire; *t*, tube criblé; *a*, *a'*, *a''*, cellules annexes du tube criblé. — Gr. = 285 d.

Fig. 5. — Structure de la tige chez le *Chenopodium album*, montrant le déplacement de l'assise génératrice libéro-ligneuse *ag* par rapport aux faisceaux libéro-ligneux F et F'. — Gr. = 200 d.

PLANCHE VIII

- Fig. 1-2-3. — Différents états de la structure de la tige chez l'*Obione portulacoides*, montrant le déplacement vers l'extérieur de l'assise génératrice *ag*. — Gr. = 500 d.
- Fig. 4. — Structure de la tige de *Beta maritima*. Un faisceau libéro-ligneux est recouvert par les formations péricycliques. — Gr. = 500 d.
- Fig. 5. — Structure de la tige de *Salicornia herbacea*. Portion de tige jeune montrant le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse. — Gr. = 500 d.

PLANCHE IX

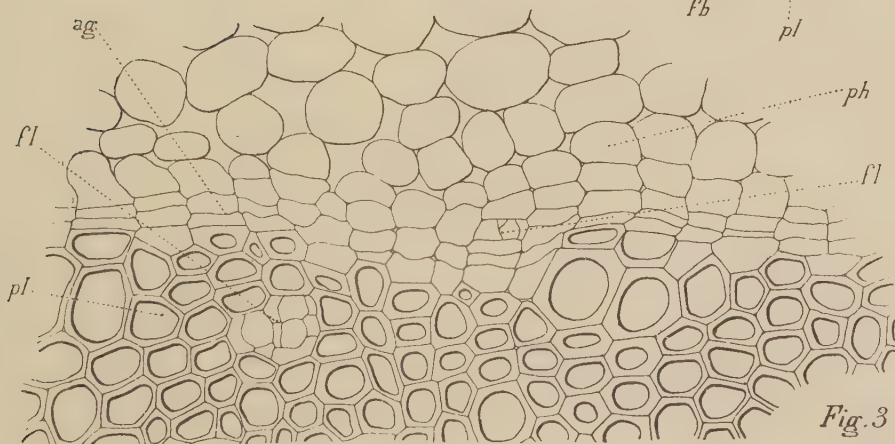
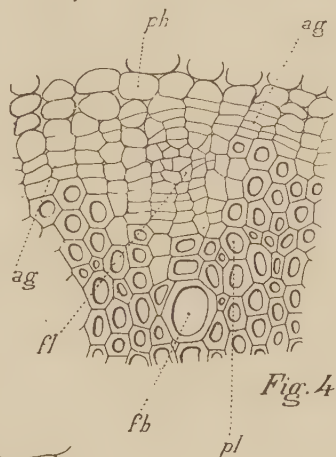
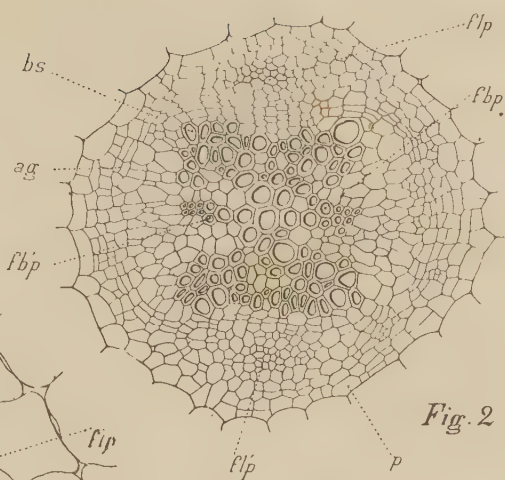
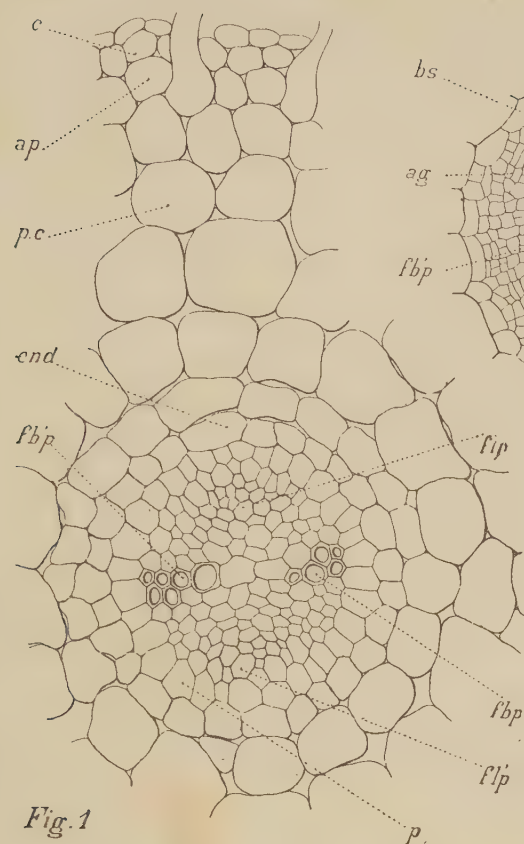
- Fig. 1. — *Atriplex hastata*. Ensemble de la plante durant la germination.
- Fig. 2-3. — Structure de l'axe hypocotylé chez l'*A. hastata*, à un même niveau P_2 et à deux âges différents.
- Fig. 4-5-6. — Schémas représentant des sections faites aux différents niveaux dans la figure d'ensemble de l'*A. hastata* :

Fig. 4	correspond	au	niveau	P_2 .
Fig. 5	—	—	P_3 .	
Fig. 6	—	—	P_4 .	

- Fig. 7. — Course longitudinale des faisceaux dans l'axe hypocotylé de l'*A. hastata*.

PLANCHE X

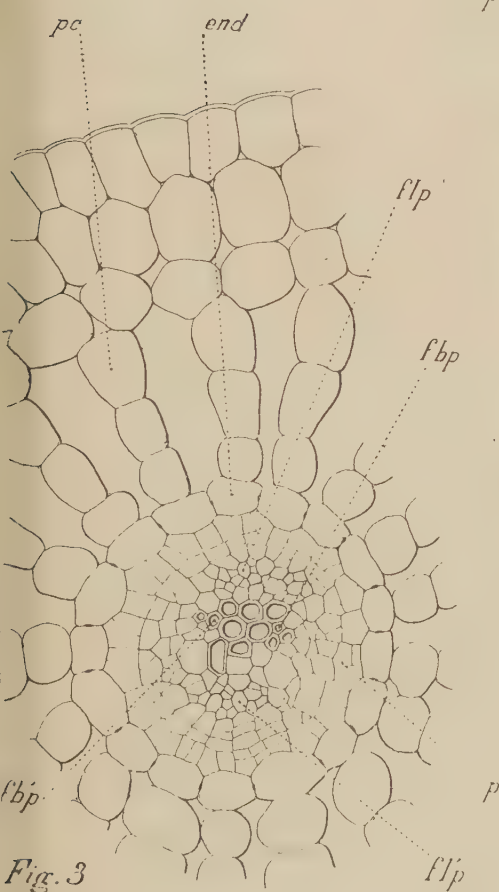
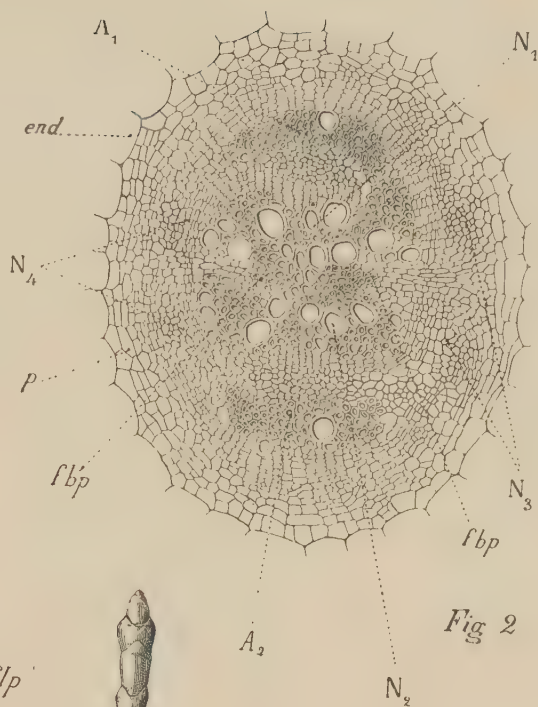
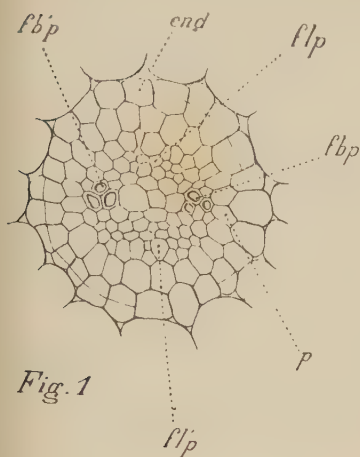
- Fig. 1-2-3. — Schémas représentant des sections faites aux niveaux P_1 , P_2 , P_3 de la figure d'ensemble de *S. Kali*. (fig. 4).
- Fig. 2'. — Schéma représentant une section faite au niveau P_2 sur un échantillon plus développé.
- Fig. 4. — *Salsola Kali*. Ensemble de la plante durant la germination.
- Fig. 5. — *S. Kali*. Structure à la base de l'axe hypocotylé sur plante âgée.
- Fig. 6. — *S. Kali*. Course longitudinale des faisceaux dans l'axe hypocotylé.



G. Fron del

Poinsoi sc.

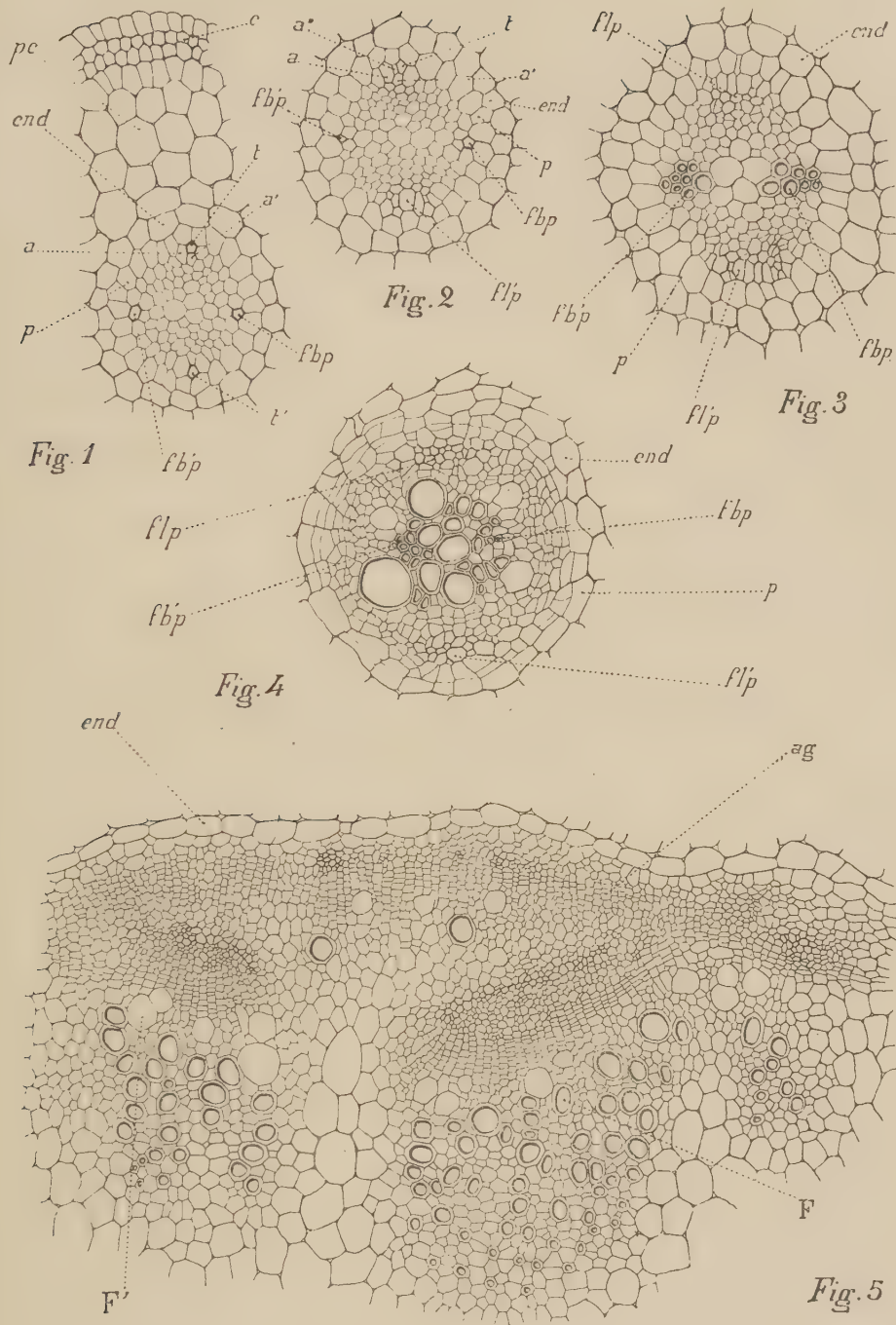
Atriplex crassifolia (1-2). — *Salicornia macrostachya* (3).
Obione portulacoides (4).



G. Fron del.

Poinsolet sc.

Atriplex hastata (1-2). — *Salicornia herbacea* (3-4 5).



G. Fron del.

Poinsot sc.

Salsola Kali (1-2-3-4). — *Chenopodium album* (5).

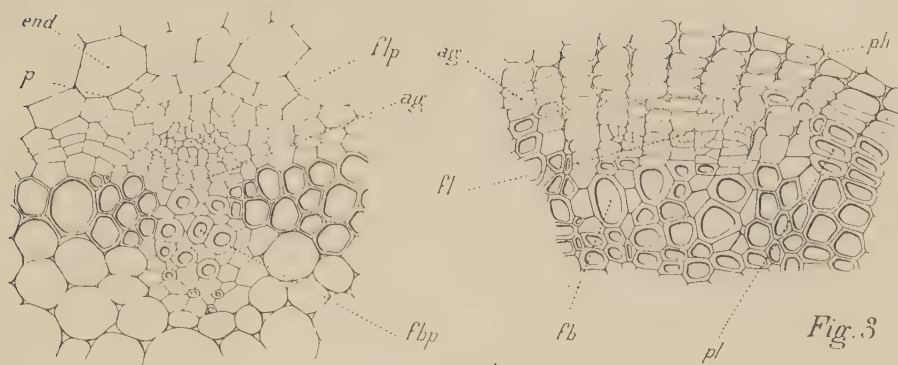


Fig. 1

Fig. 3

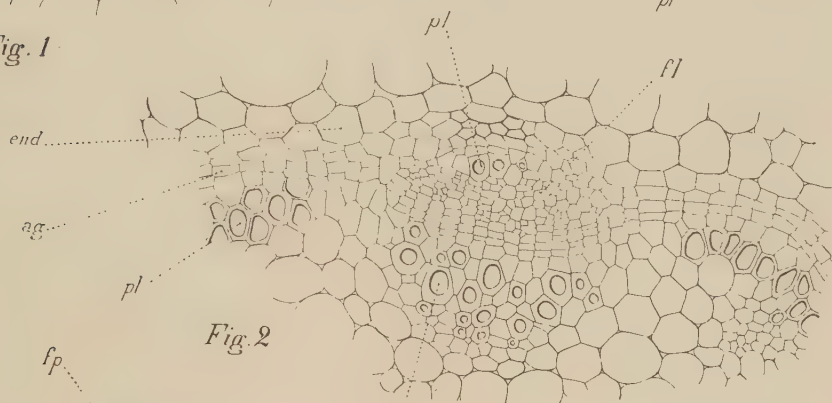


Fig. 2

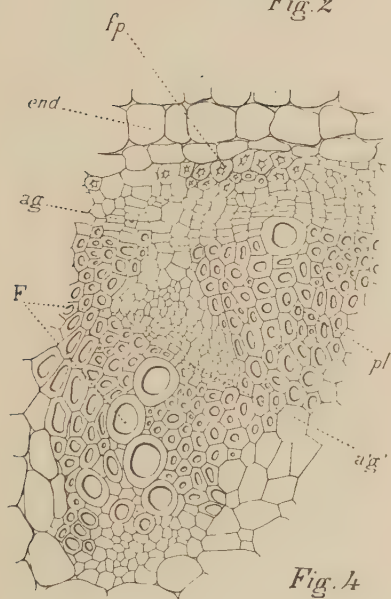


Fig. 4

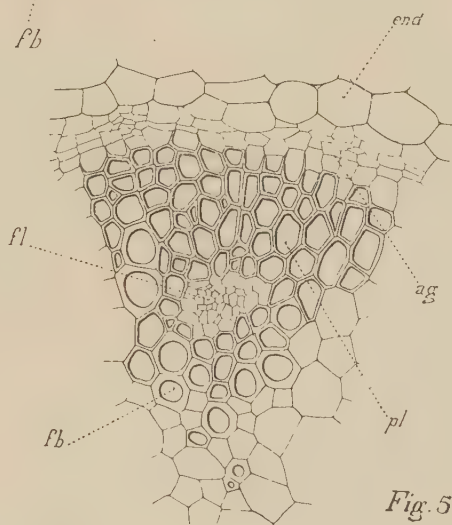


Fig. 5

G. Fron del.

Poinssot sc.

Obione portulacoides (1-2-3). — *Beta maritima* (5).
Salicornia herbacea (6).



Fig. 2

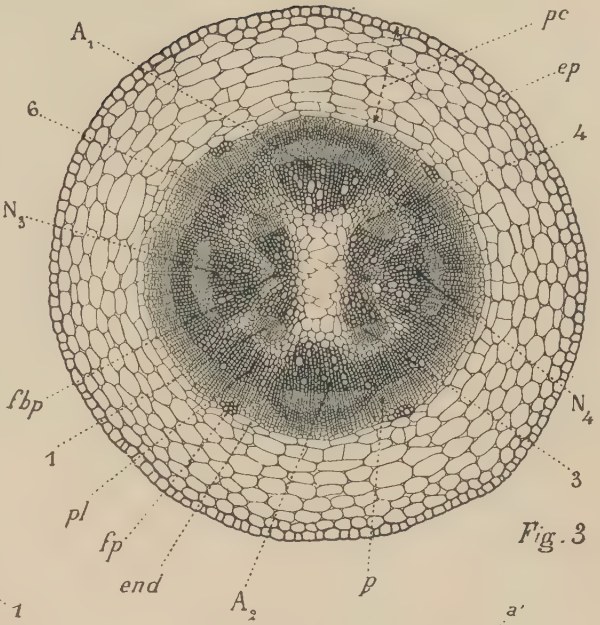


Fig. 3

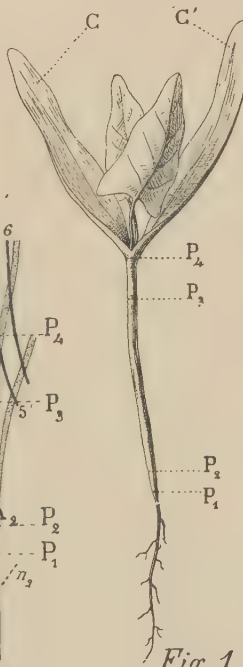


Fig. 1

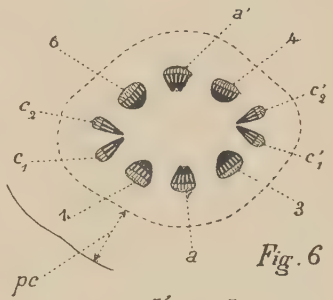


Fig. 6

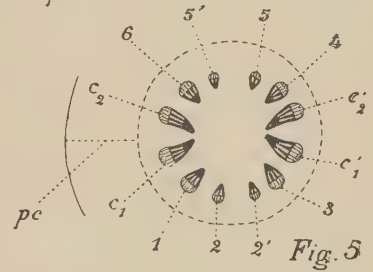


Fig. 5

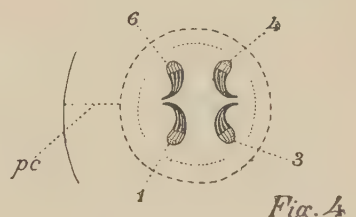


Fig. 4

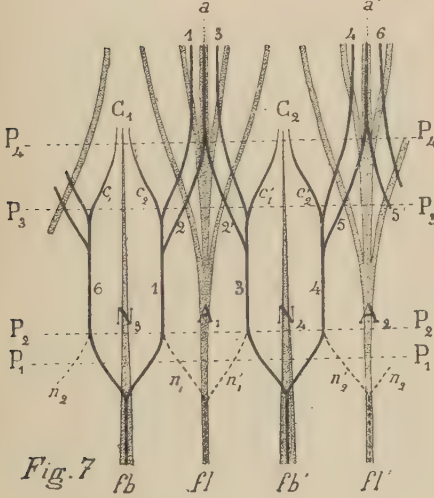


Fig. 7

G. Fron del.

Poinsot sc.

Atriplex hastata.

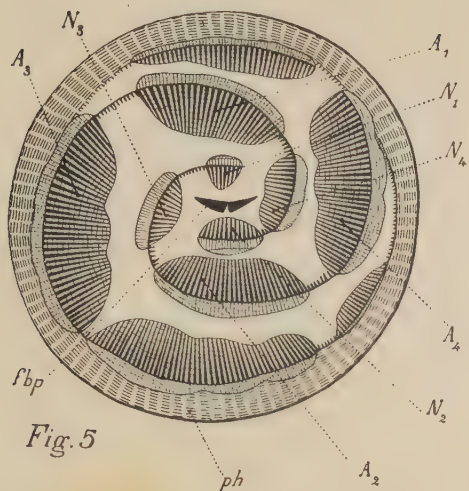


Fig. 5

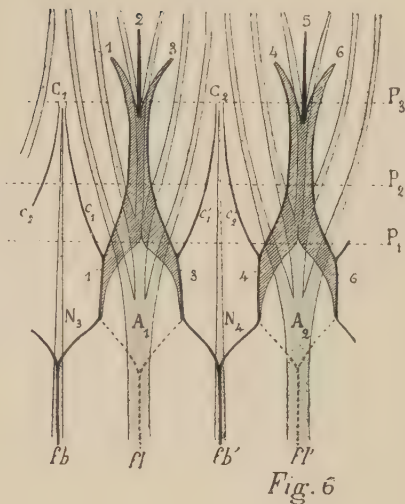


Fig. 6

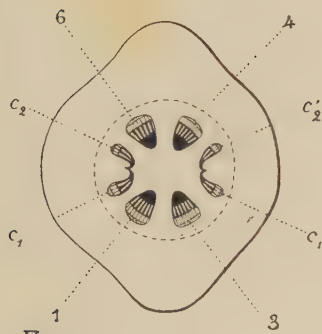


Fig. 1

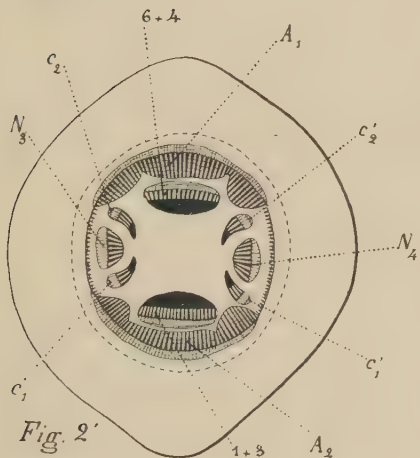


Fig. 2'

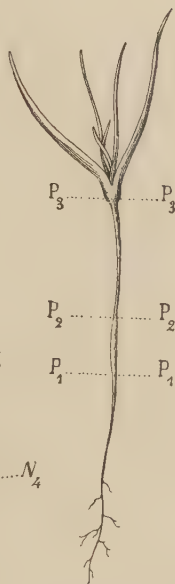


Fig. 4

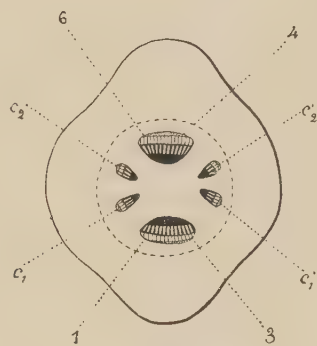


Fig. 2

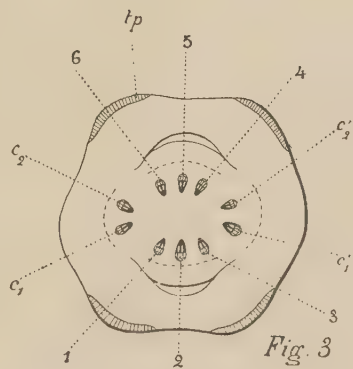


Fig. 3

G. Fron del.

Poinsoi sc.

Salsolea Kali.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — LES ACARIENS : ORGANISATION, DÉVELOPPEMENT, BIOLOGIE,
CLASSIFICATION.

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. — LA TUNISIE : SES RELATIONS AVEC L'ALGÉRIE.

Vu et approuvé : Paris, le 21 mars 1899.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

